



Please  
handle this volume  
with care.

The University of Connecticut  
Libraries, Storrs

SS LIBRARY



hbl, stx

QE 905.P68


Lehrbuch der Palaobotanik.



3 9153 00321710 8

QE/905/P68

Abraham



Digitized by the Internet Archive  
in 2013

# Lehrbuch der Paläobotanik

von

H. Potonié

Zweite Auflage von **W. Gothan**



Sumpflachmoor-Landschaft aus dem mittleren produktiven Carbon. Nach einem vom Verfasser für das Deutsche Museum von Meisterwerken der Technik und Naturwissenschaften in München angelegenen Gemälde von W. KRANZ.

# Lehrbuch der Paläobotanik

von

**Prof. Dr. H. Potonié**

weiland Kgl. Landesgeologe

Zweite Auflage, umgearbeitet von Prof. Dr. W. Gothan

Mit Beiträgen von

**Sanitätsrat Dr. P. Menzel und Dr. J. Stoller**

---

Mit 326 Abbildungen

---

**Berlin**

**Verlag von Gebrüder Borntraeger**

**W 35 Schöneberger Ufer 12a**

**1921**

QE  
905  
P68  
1921

---

Alle Rechte,  
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten

Copyright, 1921, by Gebrüder Borntraeger in Berlin

---



7/25/69

## Vorwort

Das vorliegende Lehrbuch versucht, den Bedürfnissen der beiden in erster Linie an der Paläobotanik interessierten Wissenschaften, der Geologie und Botanik, gerecht zu werden. Die Schwierigkeiten, beiden Teilen in einem Buch zu genügen, sind recht groß. Den Steinkohlenpflanzen habe ich, als für den Geologen besonders wichtig, einen breiteren Raum zugestanden; da sie aber auch dem Botaniker vieles bieten, so habe ich die botanische Seite auch nicht vernachlässigt; nach diesem Prinzip ist auch bei den anderen Kapiteln verfahren worden. Bei dieser Sachlage muß sich nun der Leser das für ihn Geeignete oder ihn Interessierende selbst herauslesen. Für die botanischen Erläuterungen mußten natürlich allgemein botanische Kenntnisse vorausgesetzt werden, doch habe ich, soweit der Raum es ermöglichte, besonders bei weniger geläufigen Pflanzengruppen kurze Erläuterungen über diese vorausgeschickt. Bei Auseinandersetzungen über die Anatomie der fossilen Pflanzen mußten aber die nötigen Kenntnisse in der Pflanzenanatomie vorausgesetzt werden.

Bei den sehr bedeutenden Fortschritten unserer Wissenschaft seit Erscheinen der ersten Auflage habe ich es für richtig gehalten, eine vollständige Neubearbeitung des Buches vorzunehmen. Es mußte vieles Neue hineingebracht werden, und ich habe dafür manches von dem früheren Verfasser breit Angelegte gekürzt, manches Überflüssige, insbesondere weitergehende phylogenetische Spekulationen fortgelassen, die ja der frühere Verfasser in seiner Pflanzenmorphologie (Jena, 1912) genügend auseinandergesetzt hat. In einem Lehrbuch soll man auch lieber rein persönliche Spekulationen fortlassen, jedenfalls nicht dogmatisch vortragen, solange sie noch in der Fachwelt zur Diskussion stehen.

Bei der Abfassung des Buches habe ich mich der Mitwirkung von Herrn Sanitätsrat Dr. P. MENZEL und meines Kollegen Dr. STOLLER zu erfreuen gehabt, denen ich dafür bestens danke. Ersterer hat, schon im Einvernehmen mit dem Verfasser der ersten Auflage, die Angiospermen übernommen, letzterer eine Darstellung über die Diluvialflora. Wenn auch beiden Darstellungen im Verhältnis kein großer Raum gewährt werden konnte, so hoffe ich doch, daß das Buch durch diese Kapitel bedeutend gewonnen hat. Ist es doch so das einzige existierende Lehrbuch des Gegenstandes, das über alle Pflanzengruppen etwas enthält,

da leider das unübertreffliche ZEILLERSche Lehrbuch (1900) mit den anderen aus dieser Zeit das Schicksal der Veraltung teilt.

Ein Lehrbuch ist kein Handbuch, und so erübrigt sich ein Vergleich mit dem großartigen, vierbändigen SEWARDSchen Handbuch und dem SCHENKSchen Handbuch von selbst. Letzteres ist ebenfalls längst veraltet, das SEWARDSche ist das einzige moderne Handbuch unserer Wissenschaft, für eine Einführung aber viel zu umfangreich und für uns außerdem vorläufig kaum zu erschwingen. Es enthält trotz seines Umfanges nichts über die Angiospermen, was aber natürlich kein Tadel sein kann. So kommt das vorliegende Lehrbuch hoffentlich einem wirklichen Bedürfnis entgegen, da die erste Auflage schon seit Jahren vergriffen ist.

Bei den schwierigen Zeitverhältnissen habe ich auf die Erneuerung mancher mangelhafter Abbildung verzichtet, doch ist trotzdem viel in dieser Richtung geschehen und in einer späteren Auflage soll hier besonders energisch durchgegriffen werden. Herrn Ingenieur HÖRICH und Dr. NAGEL schulde ich für das Mitlesen der Korrekturen Dank, besonders letzterem, der mir mit der Herstellung des Literaturverzeichnisses und des Registers eine undankbare Arbeit abgenommen hat. Die Literatur habe ich im Text so zitiert, daß sie aufzufinden ist; in dem Literaturverzeichnis findet man eine Zusammenstellung wichtigerer paläobotanischer Literatur, die mir sehr nötig erschien.

Wenn trotz vieler bei dem Umfang des Stoffes unvermeidlicher Mängel das Buch den Beifall der interessierten Fachkreise finden sollte, so würde es den Verfasser freuen, insbesondere, wenn diese ihn auch auf Mängel aufmerksam machen wollten.

Da Bogen 1—3<sup>1/2</sup> schon 1915 umbrochen waren, fehlt in diesen manches später oder auch vorher während des Krieges Erschienene. Auch in späteren Bogen sind noch solche Lücken. Von großem Wert war mir, daß ich im vorigen Jahr (1919) bei einem Aufenthalt in Holland bei meinem Freunde Dr. JONGMANS die inzwischen erschienene Literatur einsehen konnte, dem ich dafür zu lebhaftem Dank verpflichtet bin. Inzwischen ist auch mit den „Feinden“ mein eigener Schriftentausch wieder ziemlich auf der Höhe, so daß das Wichtigere noch nachgetragen werden konnte, z. T. in die Schlußbetrachtungen aufgenommen wurde.

Dem Verlag habe ich für gute Ausstattung noch besonders zu danken.

Berlin, im November 1920

**W. GOTHAN**

Lieferung I (Bg. 1—10) erschien Oktober 1919.

„ II (Bg. 11—20) erschien Juli 1920.

„ III (Bg. 21 bis Schluß) erschien Ende 1920

# Inhaltsverzeichnis

	Seite
Vorwort . . . . .	V
Definition und Bedeutung . . . . .	1
Geschichtliches . . . . .	2
Art der fossilen Pflanzenreste . . . . .	3
Vermeintliche pflanzliche Fossilien . . . . .	10
Algae, Algen . . . . .	17
Fungi, Pilze . . . . .	30
Lichenes . . . . .	34
Bryophyta, Moose . . . . .	34
Filicales, Farngewächse i. e. S. . . . .	37
Allgemeines über die fossilen Farne und Cycadofilices (Pteridospermen) . . . . .	70
Archaeopterides, Sphenopterides, Pecopterides usw. . . . .	78 ff.
Farnstämme und Rhizome . . . . .	104
Hydropterides, Wasserfarne . . . . .	122
Cycadofilices (Pteridospermae) . . . . .	125
Anhang (Pflanzen mit farnartigem Laub . . . , die allermeist zu den Gymnospermen gehören) . . . . .	144
Articulatae . . . . .	148
Sphenophyllales . . . . .	149
Equisetales . . . . .	160
Lycopodiales . . . . .	183
— eligulatae . . . . .	187
— ligulatae . . . . .	191
Lepidophyta usw. . . . .	192
Gymnospermae . . . . .	242
Pteridospermophyta . . . . .	125, 236, 242
Cordaitales . . . . .	245
Gymnospermensamen . . . . .	262
Cycadophyta . . . . .	267
Bennettitales . . . . .	268
Ginkgophyta . . . . .	296
Coniferae . . . . .	307
Angiospermae (Allgemeines) . . . . .	344
Monokotyledoneae . . . . .	351
Dikotyledoneae . . . . .	358
Pflanzenwelt des Quartärs . . . . .	409
Allgemeine Schlußbetrachtungen . . . . .	423
Charakterisierung der einzelnen im Lauf der geologischen Perioden auftretenden Floren . . . . .	423
Die großen Entwicklungsperioden des Pflanzenreichs . . . . .	442
Pflanzengeographisches und Ökologisches . . . . .	451
Phylogenetisches . . . . .	479
Geschichtliches (s. auch S. 2) . . . . .	490
Literatur . . . . .	496
Register . . . . .	514



*mit bestem  
Dank, empf.  
Z. Eusth.*

**Potonié's**

# **Lehrbuch der Paläobotanik**

Zweite umgearbeitete Auflage

von

**W. Gothan**

Prof., Dr. phil., Berlin

**Erste Lieferung**

Bogen 1—10

**Gebrüder Borntraeger**

Berlin W 35 □ □ □ □ □ □

Schöneberger Ufer 12 a □ □



## Definition und Bedeutung

Die Paläobotanik (Paläophytologie, Phytopaläontologie, Pflanzenpaläontologie) ist die Wissenschaft, die sich mit der Pflanzenwelt ehemaliger Erdperioden beschäftigt; demgemäß ist sie eine Wissenschaft, die in erster Linie mit der Botanik und Geologie Fühlung hat, und die genügende Kenntnis dieser beiden Wissenschaften ist für den, der sich mit Paläobotanik beschäftigt, selbstverständliche Vorbedingung. Fossile Pflanzenreste sind schon sehr lange bekannt, und wahrscheinlich kannten schon einige der alten griechischen Naturphilosophen welche. Als Wissenschaft ist die Paläobotanik dagegen verhältnismäßig jungen Datums, und man kann die Zeit, seit der man die fossile Pflanzenwelt wissenschaftlich behandelt, auf knapp 100 Jahre schätzen. Schon früh haben sich außer den Geologen manche Botaniker für die fossile Pflanzenwelt interessiert, und die Arbeit auf diesem Gebiete, was die botanische Seite anlangt, ist von Botanikern oder von genügend botanisch Bewanderten geleistet worden. In der Tat ist ja auch die Paläobotanik ein Zweig der Botanik. Ihre Bedeutung für diese beruht zunächst darin, daß sie überhaupt die Bekanntschaft mit der ehemaligen Pflanzenwelt vermittelt, bei der es sich zum Teil um zahlreiche ausgestorbene Gattungen, Arten und ganze Pflanzengruppen handelt. Indem sie das zeitliche Auftreten der einzelnen Pflanzengruppen — lebender oder ausgestorbener — und deren Erlöschen dartut, dient sie der Lösung der Frage nach dem Alter der verschiedenen Pflanzengruppen; indem sie die Bekanntschaft mit den Vorahnen der heutigen Pflanzenwelt vermittelt, hilft sie deren Formen verstehen; ferner ist sie eine wichtige Helferin der Pflanzengeographie und noch anderer Teildisziplinen der Botanik geworden.

Andererseits ist sie aber auch ein wichtiges Hilfsmittel der Geologie. Die Einteilung der Erdschichten ist zwar wesentlich auf Grund von Tierresten erfolgt, in vielen Fällen aber hat man keine solchen oder nur ungenügende, und dann kann oft die fossile Pflanzenwelt das Alter der betreffenden Schichten bestimmen. In manchen Perioden und gerade in der ökonomisch allerwichtigsten, der Steinkohlenformation, ist man überhaupt größtenteils auf die Pflanzenreste angewiesen, da Tierreste

hier zu selten sind. Wie bei den Tieren, so ist auch bei den Pflanzen die Lebensdauer der verschiedenen Arten und Gruppen ungleich; demnach ist auch der Wert der einzelnen Pflanzenfossilien als Leitfossilien verschieden.

Die interessanten Probleme, die ein Vergleich der großen Entwicklungsperioden (Paläozoikum, Mesozoikum, Känozoikum) der Tier- und Pflanzenwelt bietet, werden im Schlußteil näher behandelt.

## Geschichtliches

Wie bereits oben bemerkt, sind Pflanzenfossilien bereits seit sehr langer Zeit bekannt. Im Mittelalter und bis über dieses hinaus vertraten viele Gelehrte die Anschauung, daß man es in den Versteinerungen mit Naturspielen zu tun habe (*lusus naturae*), was natürlich auch die zwar weniger bekannten Pflanzenfossilien betraf, und erst die Genialität eines LEONARDO DA VINCI, eines FRACASTRO und PALISSY räumte mit dieser Anschauung auf. Man begegnet dann häufiger bei verschiedenen Autoren Beschreibungen von Pflanzenabdrücken, fossilen Holzresten usw., die in ähnlicher umständlicher Weise benannt wurden, wie die alten Botaniker ihre Pflanzen benannten. Von den älteren Werken sei hier nur das *Herbarium diluvianum* von SCHEUCHZER (1709) genannt. Um von den weiteren Autoren des 18. Jahrhunderts wenigstens noch einige zu nennen, seien CHR. FR. SCHULTZE, S. J. VOLKMANN (*Silesia subterranea* 1720), MYLIUS (*Saxonia subterranea* 1720) und das prächtige Werk von KNORR und WALCH, *Naturgeschichte der Versteinerungen zur Erläuterung der KNORRSchen Sammlung von Merkwürdigkeiten der Natur* (1750 bis 1771) genannt; neben diesen darf der vielseitige LINNÉ nicht vergessen werden.

Als der Vater der wissenschaftlichen Paläobotanik muß A. BRONGNIART gelten, dessen *Histoire des végétaux fossiles* (1828 bis 1838) bereits früher eine Klassifikation (1822) und ein *Prodrome* (1828) vorausging. Etwas älter sind die Schriften SCHLOTHEIMS „*Merkwürdige Kräuterabdrücke*“ (1804), *Petrefaktenkunde* (1820). Ebenso das rein paläobotanische große Werk des Grafen CASPAR VON STERNBERG (*Versuch einer geognostisch botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt*, 1820 bis 1838), an dem PRESL und CORDA starken Anteil haben. Seit BRONGNIART ist die Zahl der Paläobotaniker stark angeschwollen; von seinen Nachfolgern oder späteren Zeitgenossen nennen wir GÖPPERT (Breslau), W. Ph. SCHIMPER (Straßburg), A. SCHENK (Leipzig), von dem auch der größere und bessere Teil der Paläophytologie in Zittels *Handbuch der Paläontologie* herrührt. In England betätigten sich in dieser



Wissenschaft zur Zeit BRONGNIARTS vor allem LINDLEY und HUTTON (Fossil Flora of Great Britain, 1829 bis 1839). Aus späterer Zeit (1870-80) stammen die Werke WILLIAMSONS, der unsere Kenntnisse der Anatomie der Karbonpflanzen begründete. In neuerer Zeit sind als Paläobotaniker von Ruf besonders SOLMS-LAUBACH, ZEILLER (Paris), wohl der beste Kenner der Steinkohlenflora, NATHORST (Stockholm), POTONIÉ (Berlin), STERZEL (Chemnitz), SCOTT, SEWARD und KIDSTON in England, D. WHITE u. a. zu nennen. Die wichtigsten Werke dieser Autoren sind in der Literaturliste am Schluß zu finden.

---

### Art der fossilen Pflanzenreste

Das Studium der fossilen Pflanzen kann nur zum kleinen Teil ebenso betrieben werden wie das der lebenden. Zum Teil liegt dies an der bruchstückweisen Erhaltung der Fossilien, der Trennung von Zusammengehörigem usw., zum Teil an der Form der Erhaltung. Die Umwandlung der Pflanzen im Laufe der Zeit ist sehr verschieden; meist sind sie äußerlich dem lebenden Objekte noch sehr ähnlich, manchmal — wenigstens äußerlich — bis zur Unkenntlichkeit verändert. Ist die Umwandlung nicht tiefgreifend, so daß die Fossilien rezenten Objekten noch sehr ähnlich sehen, wie Früchte usw. in den diluvialen und alluvialen Mooren, so spricht man von Subfossilien. Hölzer u. a. Pflanzenreste aus der Tertiärzeit — namentlich wenn sie von harzausscheidenden Pflanzen stammen — zeigen oft, da Harz erhaltend wirkt, nur eine geringe Verwandlung, und man kann sie oft noch mit dem Rasiermesser ohne weiteres zur mikroskopischen Untersuchung schneiden. Meist jedoch ist mit den Pflanzenteilen und zwar stets mit denjenigen der ältesten, älteren und mittleren Formationen eine vollständige Veränderung vor sich gegangen: sie sind inkohlt. Unter Inkohlung versteht man den Prozeß des zu Kohle (nicht Kohlenstoff) Werdens, jene durch das Torfstadium, Braunkohlenstadium und endlich das Stadium der Steinkohle hindurchgehende Zersetzung, deren Resultat eben „Kohle“ ist. Steinkohle usw. ist kein Kohlenstoff, sondern ein Gemenge von festen Kohlenwasserstoff-Verbindungen; die Endprodukte (Anthrazit, Graphit) erst nähern sich dem Kohlenstoff. Wird dieses Endprodukt durch heftigere, schnellere Reaktion erreicht, so spricht man von Verkohlung, deren Ursachen in der freien Natur z. B. sein könnten: 1. die Dehydratisierung, etwa durch Schwefelsäure, die in manchen natürlichen Gewässern vorhanden ist, 2. die Selbstentzündung und 3. das Anbrennen organischer Substanz, etwa veranlaßt durch Blitzschlag.

Bei inkohlten Blattresten, Samen und dergleichen kann man sehr oft nicht nur die äußerlich sichtbaren Strukturen (Form, Aderung usw.) studieren, sondern unter Anwendung geeigneter Präparationsmethoden noch die anatomische Struktur der festeren Gewebeteile (Epidermen, Sporen usw.) beobachten. Zu diesem Zwecke unterwirft man sie der Mazerationsmethode, indem man die Kohlenreste selbst — also das ursprüngliche Blatt — in SCHULZESches Reagens ( $\text{KClO}_3 + \text{HNO}_3$ ), Eau de Javelle ( $\text{KClO}$ ), Wasserstoffsperoxyd ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) u. dergl. legt. Am vorteilhaftesten ist es, wenn man, wie oft bei mesozoischen Pflanzen, Teile der Kohle selbst vom Gestein losnehmen kann; es ist dies indes nicht

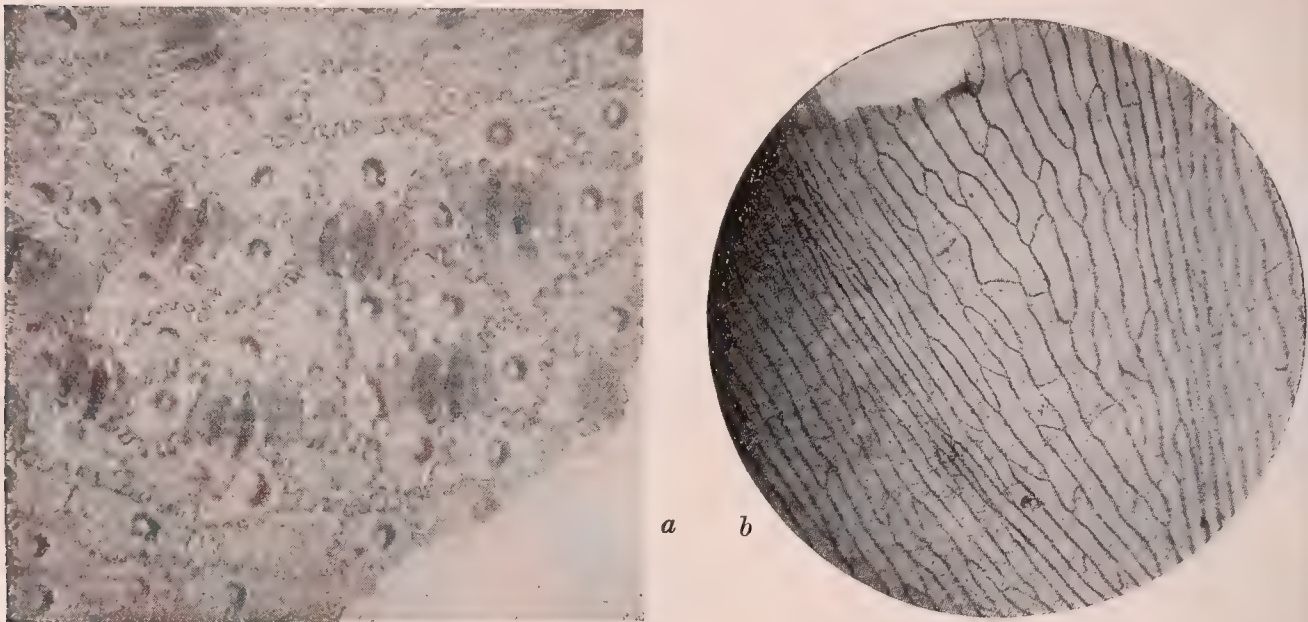


Fig. 1. Epidermen kohligler Blattreste, nach der Mazerationsmethode behandelt. *a* *Dictyozamites Johnstrupi* NATH., Jura. Unterhaut mit Spaltöffnungen und Papillen.  $^{240}/_1$ . Nach NATHORST. *b* *Mariopteris muricata* SCHLOTH. sp., Karbon. Oberhaut.  $^{80}/_1$ . Nach HUTH.

absolut erforderlich. Man kann auch Stückchen des Schiefers usw. mit der darauf befindlichen Pflanzensubstanz (Kohlenrest) mazerieren, wobei sich oft die Blatthäutchen noch vom Gestein ablösen. Nachdem die Kohlenteilchen genügend gebleicht (durchscheinend sienafarben) und mazeriert worden sind, behandelt man sie mit Ammoniak ( $\text{NH}_3$ ), das sie wieder dunkel färbt und dann die weniger widerstandsfähigen Gewebe auflöst, worauf die Epidermen usw. übrig bleiben; sie zeigen oft die schönste Erhaltung (Fig. 1), und die Strukturen haben auch für die systematische Stellung der Reste oft eine Bedeutung. Sehr leicht erhält man auch Sporen aus Sporangien, Pollen aus männlichen Blüten auf diese Weise. Die Methode, die besonders für mesozoische Pflanzen bedeutungsvoll ist, da nur wenig strukturbietende Pflanzen in dieser Periode erhalten sind, hat neuerdings sogar mit Erfolg auf viel ältere, zarte

Formen, wie *Neuropteris*, *Mariopteris* im Karbon angewendet werden können (Fig. 1b). (Näheres POTONIÉ und GOTHAN, Paläobot. Praktikum 1913, ferner an neuerer Literatur GOTHAN, Jahrb. Kgl. Pr. Geol. L.-A. 35, 1914, II, S. 373).

In sehr vielen Fällen haben nun aber die Organe, namentlich dickere Teile — wie Stengel, Früchte und dergl. — eine ganz andere Umwandlung erlitten. Es ist der ursprüngliche, organische Stoff mehr oder minder weit verloren gegangen und durch eine kieselige oder andere mineralische Masse ersetzt worden, die in die Pflanzenmembranen eingedrungen ist. Wir erhalten so die strukturbietenden Reste, echte

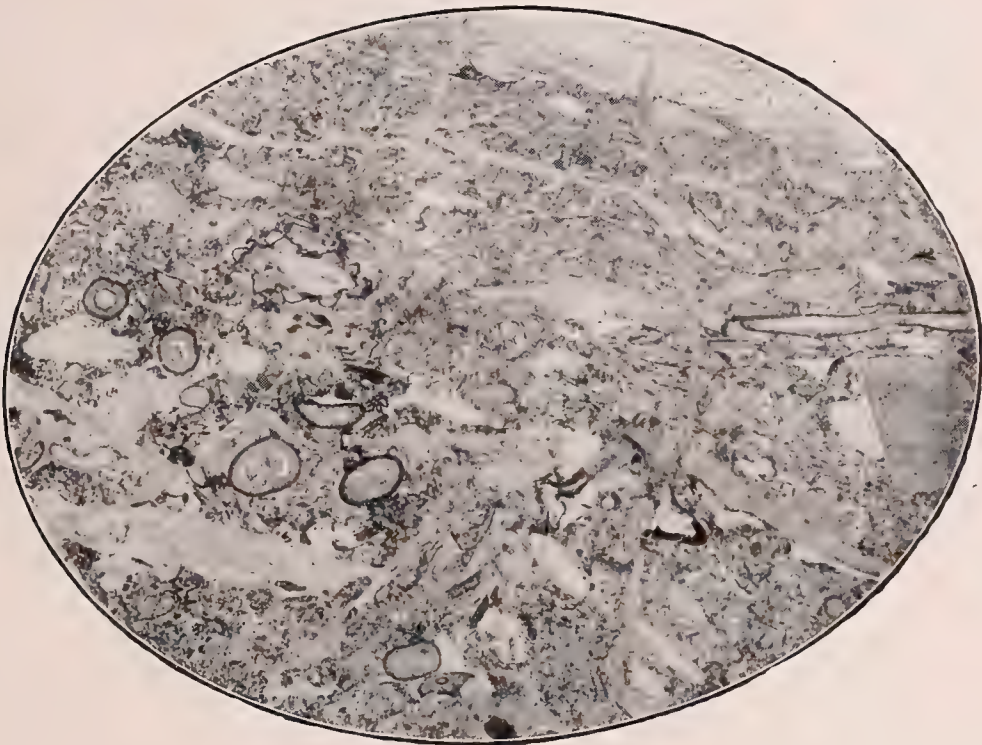


Fig. 2. Schliff durch einen Torfdolomit (Dolomitknolle) aus dem Flöz Catharina des Ruhrkarbons mit zahllosen strukturbietenden Pflanzenresten.  $\frac{3}{1}$ .

Versteinerungen, Versteinerungen im engeren Sinne (petrifications der Engländer, végétaux à structure conservée der Franzosen, womit allerdings nur der SOLMS-LAUBACHSche Ausdruck „strukturbietende Pflanzenreste“ übersetzt ist), die die organischen Strukturen meist getreu wiedergeben. Man hat sich vorzustellen, daß die Pflanzenmaterialien von Wasser durchtränkt waren, welches mineralische Bestandteile in Lösung enthielt. Da nun verwesende Pflanzensubstanzen und dergl. in den Minerallösung enthaltenden Muttergesteinen als Niederschlagszentra wirken, so werden die Zellmembranen allmählich durch jene mehr oder minder weitgehend ersetzt (Fig. 2).

Das versteinemde Mittel ist meist Kieselsäure ( $\text{SiO}_2$ , als Quarz; oder  $\text{SiO}_2 + \text{aq} = \text{Opal}$ ), Kalk ( $\text{CaCO}_3$ ), Dolomit ( $\text{CaCO}_3 + \text{MgCO}_3$ ), Schwefelkies ( $\text{FeS}_2$ ) oder Eisenkarbonat ( $\text{FeCO}_3$ ), u. a. Zur Untersuchung solcher strukturbietenden Reste ist die Herstellung von Dünnschliffen notwendig, wie sie in der Petrographie usw. allgemein gebräuchlich sind.

Der Entstehung nach stellen die strukturbietenden Pflanzenfossilien den Inkrustaten oder Konkretionen verwandte Bildungen dar, indem auch hier um Niederschlagszentren herum eine Präzipitierung gelöster Mineralsubstanz erfolgt, so daß später knollige Bildungen festerer Konsistenz in dem Muttergestein vorhanden sind. Allerdings kommt es hierbei nur zu einer Einhüllung des betr. Pflanzenfossils, während in dem andern Falle die Mineralsubstanz die Zellwände selbst zum Teil ersetzt hat. Fast niemals kommt es indes zum vollständigen Ersatz der organischen Substanz durch Mineral, sondern ein mehr oder minder großer Teil dieser wird im Laufe des Versteinerungsprozesses selbst durch das Mineral eingeschlossen und macht den Inkohlungsprozeß durch. Schon geringe Mengen solcher kohligter Substanz wirken stark färbend, und so kommt es, daß viele verkieselte Hölzer, die Pflanzenreste in den Torfdolomiten durch schön dunkle Färbung ihrer Zellelemente weit schöner kontrastiert sind als dünne Schnitte lebender Objekte (Fig. 2). Sind solche Objekte, wie z. B. verkieselte Hölzer, lange den Atmosphärien und ähnlichen Agentien ausgesetzt, so wird die färbende Humussubstanz oxydiert, verschwindet, und es tritt  $\pm$  vollständige Entfärbung der Objekte ein, von außen nach innen fortschreitend. In diesem Zustande befinden sich, sehr zum Schaden der Struktureinzelheiten, meist die Geschiebehölzer des norddeutschen Diluviums, die oft total entfärbt sind, öfter aber noch einen dunklen Kern im Innern aufweisen; auch die Hölzer in den Rotliegendtuffen von Chemnitz u. a. sind meist entfärbt, oft aber durch weiterhin eingedrungene Minerallösungen wieder neugefärbt, ein Prozeß, den man auch künstlich bei solchen Objekten anwenden kann. Bei der Verwitterung fossiler Hölzer, wie der oben genannten Geschiebehölzer, bemerkt man oft auch durch das Schwinden der Mittellamellen der Zellen, die wegen ihrer Verkorkung der Versteinerung sehr lange widerstehen, also mit Vorliebe kohlig erhalten bleiben, daß die einzelnen Zellen in Form kleiner weißer Nadeln auseinanderfallen, so daß das Holz einen asbestigen, faserigen Charakter annimmt.

Wie dies nach der Entstehungsweise zu verlangen ist, gibt es auch fossile Hölzer, bei denen ein Teil verkieselt oder dergl. ist, ein anderer noch in kohligem Zustande sich befindet; dies kann man z. B. häufig an Hölzern aus der Braunkohle des hallischen Tertiärs beobachten, bei denen also die Verkieselung noch im Gange war. In gewissen Fällen stellen solche Objekte auch ein Endprodukt dar, wie bei manchen Gagathölzern des Lias  $\varepsilon$  (Posidonienschiefers), wo ein echt versteinertes von Gagatkohle umhüllter Kern zu beobachten ist. Daß ferner strukturbietende Hölzer und dergl. ihrerseits wieder als Niederschlagszentren wirken können, d. h. in Konkretionen eingeschlossen sein können, bedarf der ganzen Sachlage nach keiner Erläuterung. Der konkretionierende Prozeß kann sogar gleichzeitig mit dem Versteinerungsprozeß des eingeschlossenen Objekts einhergehen.

Beispiele für solche strukturbietenden Reste sind besonders die verkieselten (oder verkalkten) Hölzer der verschiedensten Formationen, die Kieselknollen des Permokarbon von Grand' Croix, die Autuner, Chemnitzer und verwandte Kieselbildungen; vielleicht am wichtigsten sind die Torfdolomite (coal-balls, Dolomitknollen) in gewissen Steinkohlenflözen, die einen großen Teil der Steinkohlenflora echt versteinert enthalten (Fig. 2); Kieselknollen anderer Formationen (Kreide in Japan, Franz-Josef-Land usw.), äußerlich oft sehr unscheinbare Gebilde, kommen

auch vor. In ähnlicher Weise können auch andere Mineralien als Ersatzmaterial der Pflanzensubstanz dienen, oft zugleich unter Auftreten von Reduktionsprozessen, wie z. B. die „Frankenberger Kornähren“, d. h. Coniferenzweige im Zechstein aus Kupferglanz usw.

Einen Spezialfall stellen die in harzigen Mineralien, besonders Bernstein, enthaltenen Pflanzen- (und Tier-)reste dar. Im frischen halbflüssigen Zustand nahm der Bernstein anfliegende Insekten, fallende Pflanzenteile usw. auf, die bei weiterem Fluß des Harzes darüber eingeschlossen wurden („Bernsteineinschlüsse“).

So gering die Permeabilität des Bernsteins auch ist, so haben doch diese „Einschlüsse“ nur Spuren von Kohle (bzw. Chitin) hinterlassen, so daß die vermeintlichen Blüten-, Blatt- usw. „Einschlüsse“ nur Hohlräume sind. Die Beobachtung dieser kann also nur durch vorsichtiges Anschleifen des Bernsteins für mikroskopische Beobachtung erfolgen. Je nach der Durchlässigkeit der Gesteine verschwindet die ursprüngliche Pflanzensubstanz mehr oder minder: die Volumenreduktion bei der Umwandlung von Pflanzenmaterial in Kohle ist also mit anderen Worten abhängig von dem umgebenden Mittel, dem Bergemittel, in welchem die Verwesung vor sich ging. Es kann alle organische Substanz spurlos verschwinden, so in Kalktuffen oder Tuffen aus vulkanischer Asche oder in Sanden, die wegen ihrer lockeren Beschaffenheit etwaige Einschlüsse vor den Einwirkungen der Atmosphärien nicht genügend zu schützen vermögen. Die eingebetteten Reste hinterlassen dann Hohlräume in dem Gestein, welche die ursprüngliche Form der Reste wie die Form eines Gießers getreu wiedergeben können. Gelegentlich findet man Druck und Gegendruck von Pflanzenresten ohne jede Spur inkohlter Substanz.

Die Einbettung der Reste hat meist durch Vermittelung des Wassers stattgefunden. Nach und nach erhärtet das Sediment und wird zu festem Gestein, welches uns nun — wenn wir es zerschlagen — die schönsten Abdrücke und Modellierungen zeigt. Der Pflanzenrest selber kann also vollständig verwesen oder selber in Form von Kohle (inkohlt) sich bemerkbar machen. Das Gestein wird in jedem Falle die Abdrücke (Negative, Hohl drücke) der eingebetteten Objekte aufweisen.

Verschwindet ein eingebetteter Pflanzenteil durch Verwesung von Substanz vollkommen, so erhalten wir einen Hohlraum, dessen Fläche also der Hohl druck des eingehüllt gewesenen Pflanzenrestes ist, wie also bei der ganz überwiegenden Zahl der pflanzlichen und tierischen „Einschlüsse“ in Bernstein. Wird, wie das meistens der Fall ist, der Hohlraum nachträglich von erhärtendem Schlamm, Sand usw. ausgefüllt, so erhalten wir eine Nachbildung des ursprünglich eingebettet gewesenen Pflanzenrestes, einen Steinkern, dessen Außenfläche das positive Bild derjenigen des ursprünglichen Pflanzenrestes wiedergibt. Die meisten Steinkerne sind durch Ausfüllung ursprünglicher oder durch Verwesung

sich bildender Hohlräume in der Pflanze entstanden, dann sind aber gewöhnlich noch inkohlte Reste erhalten geblieben; namentlich sind es die chemisch widerstandsfähigen Hautgewebe, welche noch als Kohlenrinde vorhanden sind. Die Steinkerne, die dann natürlich verloren gegangenen Innenteilen der Pflanzen entsprechen, zeigen demgemäß auf ihren Oberflächen die Skulpturen innerer Flächen; z. B. wenn der Markkörper eines holzigen Stengels verschwunden ist, gibt der an Stelle des Markkörpers vorhandene Steinkern auf seiner Außenfläche den Abdruck der Innenfläche des Holzzylinders wieder. Bei Samen mit einer haltbaren Schale verschwindet gern der Inhalt und die leere Schale kann sich mit anorganischem Mineral füllen usw. Dies ist z. B. die Erhaltungsform vieler Samen im Karbon. Auch gelöst gewesene Mineralien können natürlich durch Niederschlag der mineralischen Substanzen in Hohlräumen Steinkerne hervorbringen. Besonders zu erwähnen sind hier Ausfüllungsmassen von Zellhohlräumen, die auf ihrer Außenfläche genau die Negativskulpturen der Zell-Innenfläche wiedergeben.

Steinkerne treten sonst begreiflicherweise vorwiegend als Erhaltungszustände dickerer Organteile auf. Flache Organe, wie Blätter, bilden meist einen ganz dünnen inkohlten Rest zwischen den einbettenden Mitteln. Beim Aufspalten des solche Organe einbettenden Gesteins wird die eine Seite der Spaltfläche den Abdruck, das Negativ z. B. der Blattoberseite zeigen, während die andere Seite der Spaltfläche das inkohlte Blatt selbst trägt. Dies zeigt natürlich das Positiv der einen Blattseite. Man pflegt beide Teile der Spaltfläche als Druck und Gegendruck zu unterscheiden; der eine derselben ist dann ein Hohldruck, ein Abdruck, der andere bietet eine Positiv-Oberfläche des inkohlten Petrefakts selbst.

Auch eruptive Aschen (Tuffe) und sogar Laven — wie auf Hawaii und der Good Hope-Insel — ferner Dünensande können natürlich Pflanzen bedecken, zuweilen unter derartigen Bedingungen, daß die Reste bestimmbar bleiben. Sandsteine der unteren Kreide z. B. werden als Dünensande angegeben, so z. B. von G. MAAS (Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. 1899) die Schichten mit Pflanzenresten des Neokoms vom Nord-Harz, womit die noch aufrecht stehenden Weichselien z. B. als durch Dünensand überschüttet anzunehmen wären. Ähnliche heutige Dünen-einbettungen sind häufig, wie die Sandeinschüttungen ganzer Waldstrecken, sog. Baumkirchhöfe. Vielfach bleibt die Rinde — da das Innere sich oft zuerst zersetzt — allein übrig. In ehemals heißen vulkanischen Aschen findet sich gern Holzkohle, deren Zugehörigkeit noch gelegentlich spezifisch oder generisch festgestellt werden kann (vergl. z. B. FLICHE, Bull. soc. géol. France 1899, p. 318).

Es brauchen also nicht immer Wassersedimente zu sein, welche die Pflanzenreste umhüllen, sondern es kann, wie wir sahen, die Einbettung

unter Umständen auch auf trockenem Wege erfolgen. Zuweilen sind es jedoch chemische Niederschläge (namentlich von Kalziumkarbonat  $[CaCO_3]$ ), welche das Einbettungsmittel liefern. Die grünen Pflanzenteile nehmen ja das Kohlendioxyd ( $CO_2$ ) ihrer Umgebung als Nährsubstanz auf. Wachsen die Pflanzen im Wasser, so entnehmen sie das  $CO_2$  aus diesem; hat ein an  $CO_2$  reiches Wasser Gelegenheit,  $CaCO_3$  aufzulösen, so tut es dies in reichlichem Maße; es entsteht dann das lösliche Kalziumbikarbonat.

Bei  $CO_2$ -Verlust, wie ein solcher bei Berührung von Quellwasser mit der Luft stattfindet oder durch Verdunstung von Wasser und durch die Assimilationstätigkeit grüner Pflanzen (z. B. Algen) unterstützt wird, schlägt sich das in weniger  $CO_2$ -haltigem Wasser auch weniger leicht lösliche  $CaCO_3$  auf der Pflanze nieder und bettet sie ein, inkrustiert sie; so entstehen Kalktufflager mit Pflanzen usw. Oft sind prachtvolle Blütenreste so in Hohlform in Kalktuffen vorhanden, die man aber durch Zerschlagen des Gesteins nicht gewinnen kann. Man trinkt dann zweckmäßig den Kalk mit Wachs oder dergl., löst den Kalk mit Salzsäure auf, worauf die Ausgüsse der Hohlräume oft die prächtigsten Pflanzenreste liefern, wie im Pariser Museum. Warme Quellen scheiden oft von selbst, wie z. B. der Karlsbader Sprudel, das Gros der gelösten mineralischen Stoffe aus, sobald das Wasser an die Luft tritt. Hineinfallende Pflanzenteile werden dann inkrustiert. Auch Kieselsäure abscheidende heiße Quellen wie Geysire inkrustieren Pflanzen und Pflanzenreste, über die das Wasser fließt. Man findet so auf Island gelegentlich inkrustierte Zeitungen; die Hölzer, die im Bereich solcher Quellen verkieseln wie im Yellowstone Park, sind nur inkrustiert, nur die Zellhohlräume sind mit Kieselsäure gefüllt; es sind also keine „echt versteinerten“ Hölzer, und die heißen Quellen sind mit Unrecht als zu deren Bildung nötig angegeben worden.

Mineralische Substanzen schlagen sich eben ganz allgemein gern an festeren Gebilden nieder, an Teilen, die heterogene Bestandteile in einer homogenen Masse bilden. Die Salzlösung der Salzseen von Torrewieja in Spanien bildet z. B. eine homogene Masse; die zur Salzgewinnung hineingelassenen Stäbe sind die heterogenen Bestandteile, an denen sich das Salz niederschlägt. Pflanzenteile (heterogene Bestandteile), die sich dementsprechend z. B. in losem Sande (der homogenen Masse) eingebettet finden, werden daher ebenfalls die Ursachen für Niederschläge (Inkrustate, Konkretionen) sein können. In Konkretionen überhaupt und zwar aller möglichen Formationen findet man daher nicht selten Pflanzenreste, die die Ursachen zur Bildung der Konkretionen gewesen sind, wovon schon oben die Rede war.

Daß bei der geschilderten Sachlage sich Spuren und Reste der früher die Erde bewohnenden Pflanzen fast ausschließlich in Sedimentär-

formationen finden müssen, ist selbstverständlich. In vulkanischen Gesteinen — überhaupt in solchen auf trockenem Wege abgelagerten — werden nur ausnahmsweise und dann nur Spuren von Pflanzen nachweisbar sein können. Speziell in vulkanischen Aschen finden sich Pflanzenreste resp. ihre Spuren verhältnismäßig noch am häufigsten.

## Vermeintliche pflanzliche Fossilien

Es gibt eine ganze Reihe von Objekten, die äußerlich eine gewisse, öfter sogar große Ähnlichkeit mit Pflanzenresten haben und mit Vorliebe zu den Algen, aber auch zu anderen Pflanzengruppen gestellt wurden, die aber mit Pflanzen gar nichts zu tun haben, sondern vielfach rein physikalischen oder chemischen Prozessen im Gestein ihren Ursprung verdanken; z. T. sind es auch Objekte anderer Art, die in dieses Kapitel der „Pseudofossilien“ gehören, das einer kurzen Betrachtung unterzogen werden soll, da oft erhebliche Irrtümer dadurch entstanden sind.

Rezente Objekte werden gelegentlich mit Fossilien verwechselt, wenn sie zufällig auf Halden, in Kohlenhaufen, Gruben, Steinbrüche oder in den Erdboden geraten. Kein der heutigen Lebewelt angehöriges Objekt ist uns aber so oft, angeblich aus den verschiedensten geologischen Horizonten stammend, als vermeintliches Pflanzenfossil in die Hände gekommen wie gewisse rezente Palmensamen (von *Sagus* und *Phytelephas*), die, wegen ihres harten Endosperms unter dem Namen Stein-„Nüsse“ resp. vegetabilisches Elfenbein bekannt, namentlich zu Knöpfen vielfach verarbeitet und deshalb auch nach Europa massenhaft eingeführt werden. Die dunkle Außenseite dieser Samen und ihre Härte sowie ihre lange Haltbarkeit machen es begreiflich, daß man zu der Verwechslung kommen kann.

Um noch ein weiteres Beispiel vorzubringen, sei auch der „Wetzikonstäbe“ gedacht. Namentlich wenn sie sich in Torflagern finden, sind sie früher mißdeutet und zwar in diesem Falle für Artefakte gehalten worden. Wetzikonstäbe sind bei uns die aus den Stämmen der Kiefer und Fichte herausgewitterten sehr festen Fußstücke der Zweige, die sich nach dem Zentrum des Stammes hin allmählich kegelförmig verjüngen und daher den Eindruck von hölzernen Dolchen machen (s. SCHRÖTER, Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich, 1896, -II, S. 407).

### Verwechslungen tierischer Fossilien mit pflanzlichen und umgekehrt

Pflanzliche Fossilien wurden früher gelegentlich für solche tierischer Herkunft gehalten, so die *Characcen*-Oogonien unter dem Namen *Vortex* für „Reste kleiner Seeigel“ oder als *Gyrogonites* für Molluskenreste. Auch andere Skelette von Kalkalgen wurden, so besonders die „*Nulliporen*“, für solche von Tieren gehalten (vergl. S. 27).

Viel häufiger aber sind umgekehrt tierische Reste oder auf diese zurückzuführende Bildungen für pflanzliche gehalten worden. BRONGNIART (Hist. végét. foss. Taf. 6) hat *Graptolithen* unter dem Namen *Fucoides Serra* u. a., also als Algen be-



schrieben und abgebildet. Fossile Insektenflügel, namentlich solche von *Blattinen*, wurden für die Abdrücke vermeintlicher Blattspreiten-Teile gehalten; so hat ROST solche Flügel aus dem Oberkarbon von Wettin als *Diclyopteris* (Farn-Fiederchen, s. hinten unter *Linopteris*) angegeben. SOLMS hat Schalenabdrücke der Lamellibranchiate *Puella elegantissima* BEUSHAUSEN wegen der fast parallel verlaufenden Rippen, die er für Leitbündel-Tracen hielt, für *Asterocalamites* gehalten (POTONIE, Silurflora, 1901, p. 93 Anm.). Unter dem Namen *Gyromyces Ammonis* beschrieb GÖPPER in der Meinung, einen parasitischen Pilz vor sich zu haben, auf Blättern sitzende schneckenförmige Gehäuse einer *Serpula* (*Spirorbis*), wie sie noch heute auf Meerespflanzen (z. B. *Fucus*) gefunden werden.

Die als *Palaeoxyris* A. BRONGN., *Spirangium* SCHIMPER und z. T. *Fayolia* REN. et ZEILLER bekannten Gebilde, die im Karbon bis zum Mesozoikum gefunden sind, wurden für *Bromeliaceen*-Früchte (v. ETTINGSHAUSEN), riesige *Chara*-Oogonien (NATHORST) u. a. gehalten. Die Spirangien stellen bis über 1,5 dcm lange spindelförmige Körper dar, die von mehreren Rippen schraubenlinig umwunden werden; an beiden Enden gehen die Spindeln in lange Fortsätze über. Von RENAULT und ZEILLER wird behauptet, daß es sich bei den in Rede stehenden Objekten um *Selachier*-Eier handle, die auch bei den rezenten Arten ungewöhnlich groß sind. Schon A. SCHENK hatte sich ähnlich geäußert, JAEKEL bestreitet aber die Richtigkeit dieser Ansicht.

In der Paläobotanik öfter erwähnte Problematica sind die als *Sporocarbon* WILL. und *Traquairia* CARR. beschriebenen kapselartigen Gebilde, die außen mit dorn- und zackenartigen Spitzen bewehrt sind. Sie scheinen im Innern eine Art Kammerung zu zeigen, die für Sporen angesehen wurde. Man hat sie in der Tat für Sporangien angesehen, und STRASBURGER und SOLMS-LAUBACH haben sie mit den als „Massulae“ bezeichneten, zusammenbackenden Sporenhaufen von *Azolla*, einer Salviniacee, verglichen. Indes ist man wohl jetzt endgültig zu der alten Ansicht von CARRUTHERS zurückgekommen, wonach sie den Radiolarien zugerechnet werden, also nichts Pflanzliches an sich haben. Neuere Arbeiten, wie R. SCOTT (Ann. Bot. 25, 1911, S. 459—67) deuten darauf hin, und die neueste von MCLEAN (Proc. Cambridge philos. Soc. 1912, S. 493) rechnet mit ihr als einer feststehenden Tatsache.

Kriechspuren von Tieren sind ebenso wie von Tieren erzeugte Gänge — wie namentlich A. G. NATHORST zeigte — oft für Algenabdrücke gehalten worden. Auf dem Meeresboden, am Strande, auf dem feuchten und hart gewordenen Boden von Tongruben, ja im lockeren und trockenen Sande kann man die mannigfachsten Kriechspuren beobachten, die oft lebhaft an vermeintliche Fossilien erinnern.

Oft kann man z. B. Bilobiten-ähnliche Kriechspuren sehen, so daß die namentlich aus dem Silur, aber auch aus höheren Horizonten bekannten Bilobiten trotz der eingehenden Untersuchungen DELGADOS, der sie für Algensteinkerne in Halbreliieferhaltung hält, doch nur den Bewegungen von Tieren den Ursprung verdanken dürften. Die Bilobiten stellen halb-zylinderförmige, gestreckte oder gebogene Wülste dar, welche in ihrer Mittellinie eine Rinne besitzen. Die Bilobiten finden sich immer auf der Unterseite der Schichtungsflächen. (Vergl. NATHORST, Kungl. Svensk. Vet. Ak. Handl. 21, 14. 1886, S. 16, 51.)

Als ein weiteres Beispiel seien nur noch die *Nereiten* des Devons erwähnt: Achsen, welche an beiden Seiten lappige „Anhänge“ tragen, die durch ruderförmige Bewegung der Füße eines Tieres hervorgerufen sein können, und die vermeintliche Algengattung *Gyrochorda* HEER, welche bandförmige Wülste in Halbreliief von zopfartigem Aussehen (daher „Zöpfe“, Zopfplatten) darstellt, die vielleicht ebenfalls als Tierfährten zu deuten ist.

Als Scolithen bezeichnet man kolonieartig gehäufte, senkrecht zur Schichtung, also untereinander parallel verlaufende Sandsteinzylinder, deren Zwischenmasse ebenfalls Sandstein ist; sie werden von einigen als die Steinkerne von Würmern gegrabener

Röhren angesehen und werden besonders im Cambrium, oft auch als Geschiebe in Norddeutschland gefunden. NATHORST hat auch daran gedacht, daß die *Scolithus*-Röhren vielleicht durch austretende Gasblasen verursacht sein könnten. Früher hat man *Scolithus* für eine Alge gehalten, und H. B. GEINITZ hat ein *Scolithus*-Stück als „*Palmacites Reichi*“, also als ein Stück eines Palmenstammes, in welchem die ausgefüllten Röhren Leitbündel vorstellen sollten, beschrieben.

Für von Tieren in den Schlamm oder Sand gegrabene verzweigte Röhrensysteme, wie solche auch etwa von Käferlarven in Holz gefressen werden (Fraßgänge) und nach R. ZEILLERS Beobachtung z. B. auch von der Maulwurfgrille (*Gryllotalpa vulgaris*) geschaffen werden, möchten aber NATHORST und FUCHS vor allem



Fig. 3. „*Chondrites*“ aus dem Flysch.

das Gros der *Fucus*- und *Chondrus*-ähnlichen, bis heute noch von vielen zu den Algen gerechneten Objekte halten, die namentlich als Fucoiden und Chondriten (Fig. 3) bekannt sind. Ein Teil derselben macht durch die eigentümlichen Erscheinungen die Unterbringung bei den Algen in der Tat recht zweifelhaft; es ist aber überflüssig auf diese Objekte hier näher einzugehen (s. FUCHS, Sitzgsber. Ak. Wien 1897, I, S. 417).

Sehr merkwürdige, riesenhafte Gebilde aus Miozän von Nebraska, die nach E. H. BARBOUR auf Schlifflinien „zweifellose pflanzliche Struktur zeigen“, vergleicht FUCHS „mit den Gängen eines unterirdisch lebenden Tieres oder vielmehr mit den Steinkernen solcher Gänge“. Daß dies richtig ist, zeigen die später in solchen „Teufelskorkziehern“ (devils screw) gefundenen Tierskelette; diese „*Daimonelix*“ ist also gar kein Fossil.

#### Druckerscheinungen und verwandte Bildungen

*Eophyton* TORELL wird von NATHORST durch flutende Algen entstanden erklärt, und es kann in der Tat durch das Schleifen von Algen auf weichem Schlamm künstlich erzeugt werden. Auch Tiere und natürlich jedweder andere auf dem Boden geschleifte Körper kann *Eophyten* bilden. Es entstehen dann längsgestreifte, bandförmige Bildungen, wie sie eben für *Eophyton* charakteristisch sind.

Die cambrische „Gattung“ *Oldhamia* FORBES, gekennzeichnet durch strahlig angeordnete feine, dichtgedrängte Fäden, hält F. RÖMER „für durch Druck oder Zusammenziehung hervorgebrachte Runzelung oder Fältelung des Tonschiefers“. Bei *O. antiqua* FORBES ist eine zickzackförmig hin und her gebogene, feine Achse vorhanden, der auf den ausspringenden Winkeln die Strahlensterne ansitzen. Die RÖMERSche Auffassung gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß O'REILLY eine *Oldhamia*-Bildung in einem Eruptiv-Gestein Irlands gefunden hat.

Aus dem Ober-Silur des Staates New-York hat HALL eine vermeintliche Alge unter dem Namen *Dictyolithes Beckii* beschrieben, die SOLMS mit Recht als fossile Trockenrisse anspricht.

H. RAUFF meint, daß nur ein Teil solcher Problematica auf Tierfährten u. dergl. zurückzuführen sei. Er glaubt, daß der bei weitem größere Teil seine Entstehung anderen mechanischen Ursachen verdankt, die erst nach oder zum Teil bei der Erhärtung der Gesteine, jedenfalls unabhängig von der Mitwirkung irgend welcher Organismen, eingetreten sind. „Zu dieser Klasse von Gebilden zähle ich z. B. aus dem Paläozoikum — sagt R. — die Phycoden, den größten Teil der Chondriten, die Scolecolithen, Nereiten, Harlanien, Lophoctenien, Phyllocociten, Myriantiten, Nemertiten, Crossopodien, Dictyodoren, Spirophyten u. a. — und von jüngeren Gebilden ... eine Anzahl von Fucoïden aus dem Jura, von Maeandriten aus dem Flysch, ferner Rhizocoralien, Taonuren etc. ...“

Das unter dem Namen *Dictyodora Liebeana* WEISS beschriebene Culm-Gebilde läßt sich freilich vielleicht noch einmal bei seiner wenn auch entfernten Ähnlichkeit



Fig. 4. *Spirophyton Eifeliense* in  $\frac{1}{1}$ . Oberseite.



Fig. 5. Gipsausgüsse von Rieselspuren nach MEUNIER.



Fig. 6. „*Dendrophyucus triassicus*“ nach NEWBERRY in  $\frac{1}{2}$  der natürlichen Größe.

mit dem „Tutenmergel“ definitiv als „rein mechanische“ Erscheinung deuten. Die Tatsachen, welche auf Dictyodoraschliffen in die Erscheinung treten, erwecken in höchstem Maße die Ansicht, daß es sich nur um nachträgliche rein mechanische Vorgänge im Gestein handelt, so abgeneigt man einer solchen Deutung bei makroskopischer Betrachtung des so eigentümlich und kompliziert gebauten Objektes auch sein mag. Als ältestsilurische Verwandte von Dictyodora möchte ZIMMERMANN die „Gattung“ *Vexillum* ansehen, die in ebenfalls aufrechter Stellung den armoricanischen Sandstein Westeuropas erfüllt.

Als ferneres Beispiel seien noch die Spirophyten erwähnt, die von RAUFF ja ebenfalls in die S. 13 genannte Kategorie gebracht werden. Die Gattung *Spirophyton* HALL, die durch ihre sichelförmigen Zeichnungen an einen Hahnenschwanz erinnert, und darum zuerst unter dem Namen *Fucoïdes Cauda galli* beschrieben wurde, wurde von HALL als spiralig aufgerolltes blattartiges Gebilde bezeichnet. *Spirophyton Eifeliense* KAYSER durchsetzt in der Nähe von Prüm in der Eifel einen dem obersten Unter-Devon angehörigen Sandstein, zum Teil in solchen Massen, daß das Gestein davon erfüllt ist. Die Gestalt dieses Spirophyton geht aus der Fig. 4 hervor. Wie diese Objekte zustande gekommen sind und was sie überhaupt vorstellen, ist trotz mehrfacher Erklärungsversuche unklar.

Rinnendes Wasser kann auf dem Untergrunde verzweigte Rinnen hervorbringen, die pflanzenähnliche Bildungen vorzutäuschen imstande sind, denn solche Rieselspuren können nach Erhärtung des Gesteinsmaterials den Eindruck von Algenabdrücken machen. WILLIAMSON und MEUNIER haben Gipsausgüsse von strauchförmigen Wasserfurchen angefertigt (Fig. 5), die das deutlich veranschaulichen.

Auch für die z. B. von ROGERS aus der unteren Steinkohlenformation und von NEWBERRY aus der Trias Amerikas beschriebenen und in unserer Fig. 6 z. T. verkleinert reproduzierten Bildungen nehmen Th. Fuchs, Nathorst und andere ähnlichen Ursprung an.

Auch in der Sammlung der Königl. Preuß. geolog. Landesanstalt befindet sich ein großes Stück, das außerordentlich dem ROGERSschen Stück ähnelt. Hierher wäre wohl auch LIGNIERS *Propalmophyllum* aus dem Lias zu rechnen (Mém. Soc. Linn. Normand. Vol XXIII, X. p. 1 ff.). Vielleicht führt die für die Deutung einer Anzahl Problematica erwähnte RAUFFsche Anschauung zur Deutung der als *Phycodes circinnatus* RICHTER bekannten Gebilde aus dem Cambrium. Die körperliche Auswitterung der Phycoden, die sogar als Gerölle in jüngeren Formationen aufgefunden werden können (so bei Gera häufig im Rotliegenden), zeigt, daß man es bei den fraglichen Fossilien mit Vollformen, nicht mit Halbreliiefs zu tun hat.

„Fließwülste“ sollen zum Teil die von SAPORTA als *Laminarites* und *Panescorsea* beschriebenen Bildungen sein.

Die von Wasser und Wind erzeugten Wellenfurchen (ripple-marks), aus parallel verlaufenden Erhöhungen bestehend, deren Luv-Böschungen gewöhnlich flach und Lee-Böschungen steiler sind, sind öfter als Pflanzenabdrücke untergebracht worden. Die von HEER (Fl. foss. arct. VII. 1883, Taf. 104—106) abgebildeten und als *Flabellaria Johnstrupi* beschriebenen Gebilde aus dem Tertiär Grönlands scheinen ebenfalls Ähnliches zu sein. Von *Sigillaria Hausmanniana* GÖPPERT sagt SOLMS-LAUBACH: „Die neueren Autoren haben mit Recht in diesem Rest nur eine sogenannte Ripple-Mark-Platte sehen wollen.“ Nach NATHORST würden hierher SAPORTAs *Panescorsea* und *Laminarites* gehören (vergl. oben).

Bildungen, bei deren Entstehung chemische Vorgänge mitgespielt haben, haben ebenfalls zu Täuschungen Veranlassung gegeben. Zunächst die schon vorn erwähnten Konkretionen (S. 9).

Konkretionen sind Objekte von meist ellipsoidisch-kugelig-nierenförmiger Gestalt, die sich in Gesteinen von anderer mineralischer Zusammensetzung mehr oder minder zahlreich vorfinden. Man kann Konkretionen — ebenso Gerölle — von passender Form mit fossilen Samen oder Früchten verwechseln. Konkretionen bildende, in Lösung befindliche mineralische Substanzen schlagen sich (S. 9) namentlich an Teilen nieder, die heterogene Bestandteile in einer homogenen Masse bilden. Pflanzenteile, die sich z. B. in losem Sande eingebettet finden, können daher die Ursache für Niederschläge sein, so daß man in Konkretionen oft Objekte eingebettet findet, die die Veranlassung zur Bildung der ersteren gegeben haben. Als Beispiel erwähne ich die Osteokollen,

die „Beinbruchsteine“, die sich in lockerem Sand finden und Kalkniederschläge um Wurzeln usw. darstellen.

Konkretionen (auch Osteokollen) mit konzentrischen Ringen täuschen oft fossiles Holz vor, ebenso feinstrahliger Faserkalk und anderes.

Dendriten und damit verwandte Objekte sind früher allgemein für pflanzliche Fossilien gehalten worden und sind daher in den alten Fossilienbüchern mit großem Fleiß als solche abgebildet. Dendriten sind pflanzenähnliche mineralische Ausscheidungen, oft in Bäumchen- oder Moosform (Moos-Achat). Solche Bildungen treten besonders gern in feinen Fugen des Gesteins, meist der Schichtung folgend, auf. Vom Rande aus oder einer „Infiltrationspur“ folgend, dringt die Minerallösung in die Spalte ein, und die ab-



Fig. 7. Künstlicher Dendrit aus NaCl,  
hergestellt von GOTHAN.

geschiedenen Mineralteile breiten sich aus, infolge der regelmäßigen Ankrystallisation sehr regelmäßige Figuren bildend. Künstliche Dendriten kann man nach demselben Prinzip sehr schön herstellen. Unsere Fig. 7 zeigt einen schönen künstlichen Dendriten, hergestellt durch eine zwischen zwei Glasplatten geführte Schnur, die mit den beiden Enden in eine Salzlösung tauchte. Rechts und links von der Schnur hat sich nun zwischen den Glasplatten der schönste Dendrit entwickelt.

Sehr häufig sind solche Gebilde in fein aufspaltenden Gesteinen, wie z. B. im Solnhofener Schiefer, dessen Dendriten oft als Pflanzenfossilien beschrieben wurden. Noch jüngere Autoren, wie SCHIMPER und SAPORTA, waren in den Fehler verfallen, solche Bildungen für Pflanzenreste zu erklären. Sie beschreiben z. B. unter dem Namen *Eopteris* Schwefelkies-Dendriten aus dem Silur, die, oberflächlich gesehen, Farnwedel-

reste vortäuschen, wegen des hohen Alters der Schichten (*Eopteris* = Morgenrötefarn) ein sehr bedenklicher Fehler.

Zu den dendritischen Bildungen gehören auch zu zweigähnlichen Stengeln zusammengewachsene Kriställchen, die MEUNIER als fossile Pflanzen zugesandt erhielt (Naturaliste 1891, S. 263).

Hierher sind auch die sogen. Höfe und Augen zu rechnen, die auch in der Kohle gern auftreten (Augenkohle). Selbst SCHENK hatte früher solche Hofbildungen für Farnblätter gehalten und als *Actinopteris pellata* beschrieben (Grenzsichten 1867, Taf. VI, 4, 5). Er erkannte aber den Irrtum bald.<sup>1)</sup>

Durch die Zersetzung von Pflanzen entstandene kleinste Partikelchen „bakteriöider“ Form, Mineralpartikel u. dergl. hat RENAULT als Bakterien beschrieben (Flore foss. Autun Épinac 1896 u. a.); auch C. EG. BERTRAND selbst bestreitet jetzt die Bakterienatur dieser Gebilde (Compt. rend. Assoc. franç. Av. Sci. 1909, S. 600 ff.).

Zum Schluß sei der „Gattung“ *Guilelmites* gedacht. H. B. GEINITZ beschrieb (Leitpflanzen Rotlieg. 1858, S. 18, t. II) unter diesem Namen knotenförmige Bildungen als vermeintliche Palmensamen. Die in Rede stehenden Objekte erinnern allerdings, äußerlich betrachtet, an Samen. Sie besitzen glänzende Oberflächen mit einer radialen, von einem „kleinen Nabel“ ausgehenden Streifung. Derartige Objekte sind aber nicht nur im Karbon, sondern auch in anderen Formationen, auch denjenigen des Mesozoikums beobachtet, namentlich in ganz feinem Tonschiefer. Wenn man auch an der rein anorganischen Natur von „*Guilelmites*“ gar nicht im geringsten zweifelt, so hat man doch eine genügend begründete Vorstellung über ihre Entstehung noch nicht gefunden. E. WEISS bezeichnet sie auf einer Etikette als „Absonderungen“. Ob man mit der Ansicht von CARRUTHERS, der schon auf die anorganische Natur dieser Bildungen aufmerksam gemacht hat, weiter kommen wird, steht dahin. Er sieht sie als das Resultat an „of the presence of fluid or gaseous matter in the rock when in a plastic state“. In der Tat erscheint es bei einer flüchtigen Betrachtung von *Guilelmites* wohl plausibel, daß die Knoten mit Blasenbildungen zusammenhängen könnten, etwa infolge austretender Sumpfgase.

---

<sup>1)</sup> SCHIMPER (auch SAPORTA) hat sich nie von seiner früheren Ansicht losmachen können, und so finden wir noch in der ersten Lieferung von ZITTELS Handbuch Bd. II zahllose Pseudofossilien als Algen beschrieben.

# Systematischer Teil

## Algae, Algen

Wir haben schon eben darauf hingewiesen, daß viele als „Algen“ angesehene Objekte mit Pflanzen überhaupt nichts zu tun haben. Nichtsdestoweniger sind Algen offenbar die ältesten Pflanzen gewesen, da sie schon im Silur, ja schon im Cambrium<sup>1)</sup> nachweisbar sind. Insbesondere im baltischen Silur finden sich zahllose Kalkskelette von Formen aus derselben Familie, deren Angehörige später in der Trias ungeahnte Bedeutung als Gesteinsbildner erlangten. Die letzteren sind überhaupt die wichtigsten unter den fossilen Algen, indem die meisten dieser infolge ihres sehr empfindlichen und leicht zersetzlichen Körpers keine oder nur selten fossile Reste hinterlassen haben. Wir behandeln im folgenden nur diejenigen Gruppen, die in nennenswerter Menge fossil bekannt sind.

### I. Bacillariaceae (Diatomaceae), Kieselalgen

Die Bacillariaceen sind eine sehr formenreiche Algengruppe, die im Süß- und Salzwasser lebt und an der Zusammensetzung des Planktons lebhaft beteiligt ist. Ihre Fähigkeit, sich fossil zu erhalten, beruht auf dem Besitz von Kieselschalen, die den Plasmakörper umhüllen. Die Individuen sind ausnahmslos mikroskopisch klein und besitzen je zwei nach Art der Pillenschachtel übereinander gestülpte Kieselschalen, deren Oberflächenumriß sehr verschieden gestaltet ist: rund, stabförmig, schiffchenartig usw., und außerdem zeigen die Schalen meist geometrisch regelmäßig angeordnete, schöne Skulpturen und Zeichnungen, die zusammen mit der Form in erster Linie zur Systematik benutzt werden.

---

<sup>1)</sup> Die ältesten Algenreste scheinen die von BORNEMANN aus dem Cambrium angegebenen Girvanellen zu sein (S. 20); neuerdings werden von WALCOTT (SMITHS misc. Coll. 64, 1914, S. 77) solche aus dem Präcambrium angegeben. Die Arbeit konnte nicht mehr eingesehen werden.

Die ältesten Diatomeen sind aus dem oberen Lias bekannt, wo sie von ROTHPLETZ (Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. 1896, p. 910, T. XXIII) in verkieselten Hornschwämmen aufgefunden wurden. Er stellte sie zu dem Genus *Pyxidicula*, in die Verwandtschaft der Gattung *Stephanopyxis* gehörig. Noch neuerdings hat O. MÜLLER (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1911, p. 665) die Diatomeennatur der Reste bestätigt. Angaben über ältere Diatomeen sind unrichtig; CASTRACANE (1876) hat solche aus dem Carbon aus englischer Kohle bekannt gemacht und als heute noch lebende Arten erkannt. Ganz offenbar stammen sie nicht aus der Kohle, sondern sind etwa aus dem Wasser der Kohlenwäschen oder dergl. daran kleben geblieben. Die systematische Stellung der „Gattung“ *Bactryllium* HEER aus der oberen Trias (Muschelkalk und Keuper) ist dunkel, doch wird sie hier aufgeführt, weil sie z. B. von HEER zu den Diatomeen gerechnet worden ist. Es sind kleine, für Diatomeen aber unendlich große (ca. 4,5 mm), parallelrandige, schmale Körper mit 1 bis 2 Längsfurchen und „Seitenadern“; ROTHPLETZ (Über Kalkalgen, Spongiosomen usw. 1913, S. 47) betrachtet sie als Kotballen (? von Gastropoden), Stercome, also als tierischen Ursprungs.

In größerer Menge, aber immer noch selten sind Diatomeen erst in der oberen Kreide gefunden. Hier sind sie von CAYEUX aus Frankreich und Belgien (oft mit karbonatisierten Schalen), ferner (RIES) aus Nordamerika und auch aus Deutschland (Westfalen, MÜLLER a. a. O.)<sup>1)</sup> bekannt geworden. Im Tertiär erreichen sie schon eine große Formenfülle und treten sowohl akzessorisch in Gesteinen wie auch in Massen als Gesteinsbildner (Diatomeenerde, Tripel, Bergmehl, Kieselgur usw.) auf. Als Studienwerke sind hier zu nennen: EHRENBERGS Mikrogeologie, PANTOCSEKS Arbeiten (meist in Preßburg erschienen), sowie die Werke über lebende Diatomeen (VAN HEURCK, SCHMIDT u. a.)<sup>2)</sup>. Tertiäre wie auch jüngere Diatomeenlager sind über die Erde sehr verbreitet, wenn auch nur lokal von Bedeutung, so daß es sich hier erübrigt, auf einzelne Lokalitäten und Vorkommnisse einzugehen<sup>3)</sup>. Daß die Diatomeenerden, meist unter dem Namen Kieselgur, für die Dynamitfabrikation und als Poliermittel („Polierschiefer“) technisch wichtig sind, sei hier noch hinzugefügt. Die Präparation der fossilen Diatomeen ist ein eigenes Kapitel, und besonders fossile machen da oft große Schwierigkeiten; hier kann darauf

<sup>1)</sup> Nach A. FRANKE neuerdings häufiger gefunden.

<sup>2)</sup> Ferner ist die TEMPÈRESche Diatomeensammlung, Präparate und Text, Paris, zu nennen.

<sup>3)</sup> Das „Diatomeenlager“ unterhalb Berlins, von den Autoren bald als diluvial, alluvial, sogar als tertiär angegeben, sei hier erwähnt, weil es durch EHRENBERG eine gewisse Berühmtheit erlangt hat. Es handelt sich aber gar nicht um Diatomeenerde, sondern nur um Diatomeen enthaltende Schlammablagerungen; noch weniger sind diese lebend, wie EHRENBERG annahm; das Chlorophyll hat sich in diesen „Sapropeliten“ bis heute z. T. konserviert.



nicht eingegangen werden (vergl. POTONÉ und GOTHAN, Paläobotan. Praktikum, wo auch weitere Literatur zu finden ist).

Während die in den älteren Ablagerungen sich findenden Diatomeen meist besondere ausgestorbene Formen darstellen, sind die in den tertiären und jüngeren vorhandenen den heutigen sehr ähnlich, z. T. dieselben Gattungen und Arten wie heute (Fig. 8). Auf die einzelnen Familien können wir aber hier nicht eingehen, und es muß da auf die Spezialwerke verwiesen werden. Die Formenfülle ist so erdrückend groß, daß man allein Bände mit den fossilen Resten dieser ein eigenes Studium verlangenden isolierten Pflanzengruppe füllen kann. Es mag daher bei den obigen Bemerkungen sein Bewenden haben.

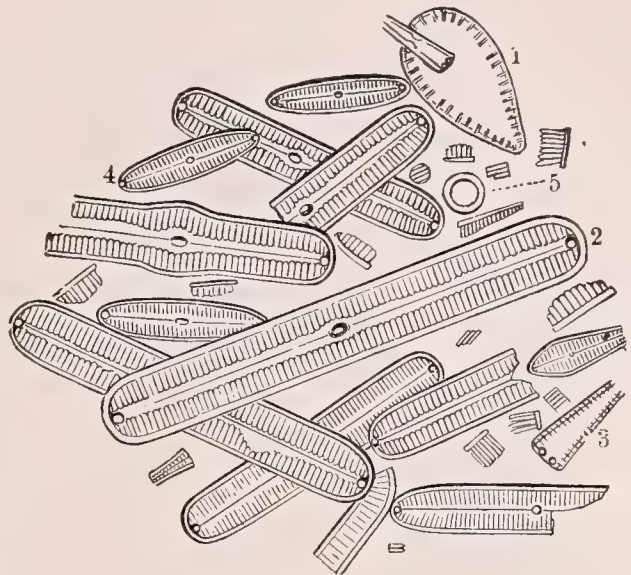


Fig. 8. Kieselgur von Franzensbad unter dem Mikroskop. 1 = *Surirella striatula*, 2 = *Pinularia viridis*, 3 = *Gomphonema truncatum*, 4 = *Navicula gibba*, 5 = *Gallionella distans* usw.

Nach SCHIMPER.

Schizophyceae (Cyanophyceae), Spaltalgen. Sichere fossile Reste nicht bekannt, doch sind hierher mehrere nachher unter den Siphoneen behandelte Formen gezogen worden (S. 21).

## 2. Chlorophyceae, Grünalgen

Die Chlorophyceen sind Algen mit grünen Farbkörpern (Chromatophoren), die Zellen ein- oder mehrkernig, der Körper ein- bis mehrzellig. Die Fortpflanzung erfolgt ungeschlechtlich, z. B. durch Schwärmersporen, geschlechtlich durch Kopulation gleichartiger schwärmender Gameten oder durch Eibefruchtung; auch durch vegetative Vermehrung.

Fossil spielen aus dieser Klasse wie bei den Algen überhaupt nur solche eine nennenswerte Rolle, die als kalkinkrustierende Organismen einen festeren Körper aufbauen; solche finden sich unter den Ordnungen der *Siphoneae* (Schlauchalgen) und den vielleicht als besondere Klasse aufzufassenden Characeen. C. EG. BERTRAND und RENAULT rechnen die als Boghead-Algen wichtigen Gattungen *Reinschia* und *Pila* zu den Volvocaceen, einer Familie aus der Ordnung der *Protococcales*, doch ist die Stellung dieser Organismen nicht klar genug, um das Vorhandensein dieser Gruppe im Paläozoikum zu garantieren (S. 27). Zu den Hydrodictyaceen, einer Familie derselben Ordnung, sind ebenfalls Fossilien

gestellt worden, wie die obengenannten *Reinschia* und *Pila*, ferner das problematische *Palaeodictyon* aus dem Alt-Tertiär (SILVESTRI, Boll. Soc. geol. ital. 1911, S. 85).

#### a) Siphoneae, Schlauchalgen

Körper (Thallus) schlauchförmig, mit Spitzenwachstum, einzellig (öfter aber mit Septierungen), wenn auch äußerlich oft verzweigt, vielkernig; Geschlechtsorgane sich mit Querwänden abgliedernd. Meist Meeresbewohner.

*Caulerpaceae*. Nur eine Gattung, *Caulerpa*, enthaltend, die in tropischen Meeren wächst und arten- und formenreich ist. Äußerlich einem Wurzelstock mit anhaftenden einfachen Blättern ähnelnd; Vermehrung nur vegetativ (proliferierend).

Obwohl kaum eines der als „*Caulerpites*“ beschriebenen Fossilien mit Sicherheit als *Caulerpacee* oder auch nur als Alge betrachtet werden kann, sei die Gruppe hier doch genannt, da zu häufig fucoidenartige Reste (seit dem Silur bis ins Tertiär) damit in Verbindung gebracht worden, sogar als *Caulerpa* bezeichnet worden sind. Unter den *Caulerpiten* der älteren Autoren verbergen sich übrigens nicht nur reine Problematica, sondern auch mißdeutete höhere Pflanzen (*Caulerpites crenulatus* ALTHAUS = *Callipteris Martinsii* u. a.)

#### b) Codiaceae

Der Thallus besteht aus dichtverfilzten Schläuchen, die entweder kugelige oder zylindrische Körper oder kleine Sträuchlein bilden.

Als *Sphaerocodium* benannte ROTHPLETZ rundliche bis kugelige Körper, die aus dichtem Geflecht von kalkigen Schläuchen, nach Art der lebenden *Codium*-Arten aufgebaut sind; man betrachtet sie als zu der noch lebenden Familie der Codiaceen gehörig. Sie sind jetzt aus dem Obersilur (Gotland), dem Oberdevon (*Sph. Zimmermanni*, Schlesien) und der Trias bekannt (*Sph. Bornemannii*, Alpen).

Zu den als Siphoneen angesehenen Resten gehören auch die in ihrer systematischen Stellung unsicheren *Girvanella*-Arten, mikroskopisch kleine Röhrchen mit sandigen oder kalkigen Wänden, die in flexuosem Durcheinander lockere „Gewebe“ zusammensetzen. Weitere Struktureinheiten sind nicht wahrnehmbar. Sie finden sich mit Vorliebe in oolithischen Gesteinen und umhüllen (umkrusten) oft die einzelnen Oolithkörner etwa wie Fig. 9, wo allerdings das Zentrum kein Oolith bildet. Derartige Objekte kommen in verschiedenen Formationen vor, so schon im Cambrium (BORNEMANN, Nova Acta 51, 1887, S. 17 ff.), dann im Silur, Karbon und Jura. Die cambrischen und anderen Formen (sie sind sich alle sehr ähnlich), *Siphonema* genannt, vergleicht BORNEMANN mit

Cyanophyceen (*Scytonemaceae*). CAYEUX (C. R. Ac. Sci. Paris 1910, 150, S. 359) hält sie für bohrende Algen, die von außen her die Oolithe angebohrt haben. Sie kommen in Kalk- wie auch in Eisenoolithen vor. Den Girvanellen kann man anschließen *Zonotrichites* BORNEMANN (Jahrb. Kgl. Preuß. Geol. L.-A. 1886, S. 126), den er mit Rivulariaceen vergleicht, also ebenfalls Cyanophyceen. Die Fäden sind strahlig angeordnet, die Körper kugelig bis nierenförmig, mit parallelen bis konzentrischen Zonen im Querschnitt, durch periodische Vegetation gebildet, im übrigen eine kalkinkrustierende Alge, die sich in rhätischen Süßwasserschichten Oberschlesiens findet. Bei diesen Formen scheint die Verwandtschaft mit Cyanophyceen immerhin sicherer als bei Girvanellen.

Zu den Codiaceen gehört wohl auch die ursprünglich als Schwamm beschriebene *Bouëina Hochstetteri* TOULA, deren Algenatur STEINMANN erkannte (Ber. natf. Ges. Freiburg 1901, S. 1), die aus Neocomschichten stammt. Es sind unverzweigte, 1—2 cm lange, kugelig-ovale, mit Kalk inkrustierte Körper, die im Zentrum unregelmäßige, große Kanäle besitzen, die sich in der Peripherie sehr verfeinern, verzweigen und hier radial verlaufen. Die Struktur erinnert sehr an die von *Halimeda*, die im Eocän bereits nach FUCHS fossil vorkommt, heute in wärmeren Meeren (z. B. Adria) lebt.

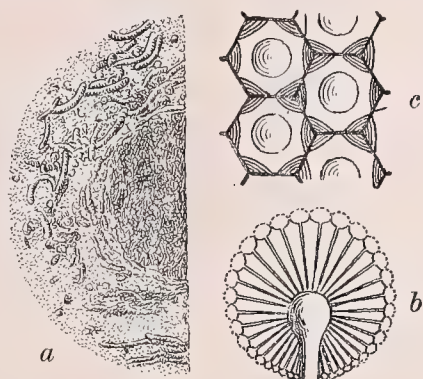


Fig. 9. *a* = *Girvanella problematica* ETH. et NICH., Silur. Nach SEWARD. ca.  $\frac{40}{1}$ . *b, c* = *Cyclocrinus*, aus dem baltischen Silur. Nach STOLLEY. *c* = Oberflächen-skulptur. Vergr.

### c) Dasycladaceae (Siphoneae verticillatae)

Waren manche der in der vorigen Gruppe aufgeführten Siphoneen in ihrer systematischen Stellung problematisch, so befinden wir uns mit den fossilen Dasycladaceen auf sicherem systematischen Boden. Ihre Bedeutung in früheren Formationen übertrifft die der wenigen lebenden Formen, die ihnen z. T. recht nahe stehen, außerordentlich. Es sind kalkabscheidende, in warmen Meeren lebende, durch quirlige Auszweigungen der Thalluszelle von allen Siphoneen abweichende Formen, von z. T. recht abenteuerlicher Gestalt, wie die pilzhutähnliche *Acetabularia*. Wie manche Kalkalgen wurden die fossilen (auch die lebenden) Dasycladeen öfter für Tierreste angesehen (Foraminiferen).

Als rezente Repräsentanten der Gruppe haben im Hinblick auf die fossilen speziell die Gattung *Cymopolia* und *Neomeris* Interesse (Fig. 10). Die Pflanze besteht aus einem wiederholt gegabelten, aus lauter Gliedern bestehenden Körper, der mit Kalk inkrustiert ist; die einzelnen Glieder

hängen durch unverkalkte Stücke zusammen. Die Oberfläche zeigt bienenwabenähnliche Ornamentierung. Ein „Haarschopf“ sitzt an dem Ende jedes Zweiges. Das Zentrum jedes „Zweiges“ wird von einer unseptierten, zylindrischen Zelle eingenommen, die nach der Seite zahlreiche Auszweigungen in die Kalkhülle abgibt, in deren Außenseite die Sporangien saßen. Bei den Fossilien sind natürlich nur die Kalkhüllen erhalten, und man sieht nur noch die Hohlräume und Kanäle, die ehemals von Plasma und Sporangien erfüllt waren. Außer *Cymopolia* kommen noch Formen wie *Neomeris* und *Bornetella* vor, die z. T. fossil auch bekannt sind. Sie sind unverzweigt und einfach, einem „Glied“ von *Cymopolia* entsprechend.

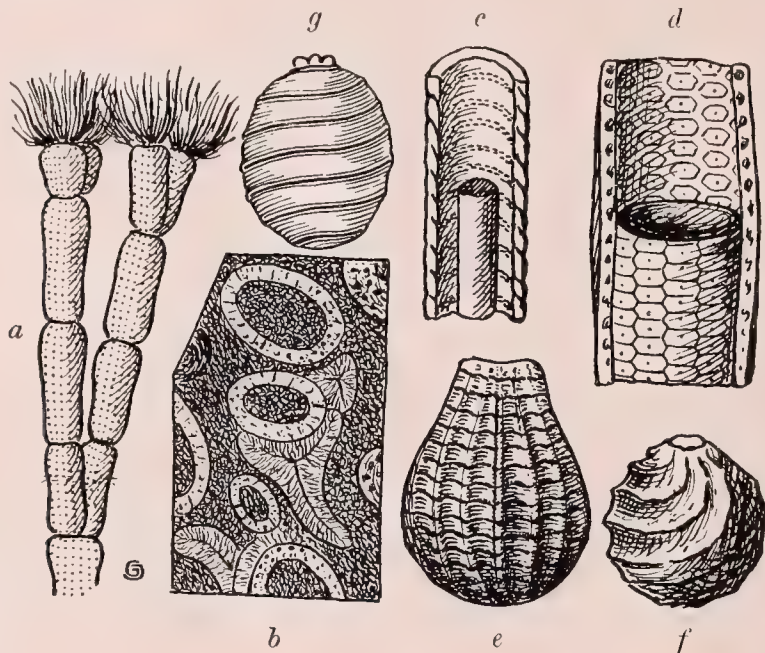


Fig. 10. Verschiedene Kalkalgen. *a* = *Cymopolia barbata*. Habitusbild eines Stückes der Pflanze. Lebend. Wenig vergr. *b* = Diploporengestein. *c* = *Diploporella*, Innenansicht. *d* = *Gyroporella*. *b*–*d* = Dasycladeen der alpinen Trias. *e* = *Sycidium*, Devon.  $\frac{18}{1}$ . *f* = *Trochiliscus*, desgl.,  $\frac{50}{1}$ . *g* = *Chara-Oogonium*. Eocän von Paris.  $\frac{12}{1}$ . Nach verschiedenen Autoren.

Die wenigen bekannten lebenden Glieder der Familie sind bedeutungslos gegenüber der Formen- und Individuenmenge der fossilen. Schon im Silur spielen sie eine Rolle, gehen durch Devon und Karbon vereinzelt hindurch und erreichen dann in der alpinen Trias eine Bedeutung, wie nie mehr vorher und nachher; sie treten hier als Gesteinsbildner mächtiger Schichten massenhaft auf (Fig. 10 *b*), was allerdings schon in geringerem Grade von den silurischen Vertretern gilt. Auch die Formationen vom Jura bis heute entbehren ihrer nicht.

In jüngster Zeit hat PIA (Beitr. Pal. Geol. Öst. u. d. Orients 25, S. 25, 1912) die fossilen in ein neueres System gebracht, das wir im folgenden wiedergeben, sowie eine Anzahl neuer Gattungen aufgestellt,

die wir aber wie überhaupt alle Dasycladeen nicht alle nennen können. Für Einzelheiten vergleiche auch das Kapitel Algen in SOLMS-LAUBACH, Einleitung in die Paläoph. 1887.

Paläozoische Gruppe	}	<i>Dasyporellidae</i> . Sporangien nicht erhalten, Sporenbildung wohl in der Stammzelle. Form unregelmäßig, z. T. verzweigt ( <i>Dasyporella</i> , <i>Vermiporella</i> im Silur, <i>Stolleyella</i> im Karbon).
		<i>Cyclocrinidae</i> . Wie vorher, jedoch Form meist kugelig bis birnförmig, Kanäle mit „Deckeln“ ( <i>Coelosphaeridium</i> und <i>Cyclocrinus</i> u. a. im Silur (Fig. 9 b), <i>Mizzia</i> im Karbon. Devon selten. Einige stellen <i>Sycidium</i> , S. 22, hierher).
Jüngere Formen	}	<i>Diploporidae</i> . Sporenbildung in den primären (seitlichen) Wirtelästen, nicht im Stamm. Gestalt meist zylindrisch, unverzweigt. Die wichtigsten Gattungen der Trias gehören hierher, wie <i>Diplopora</i> , <i>Gyroporella</i> , <i>Physoporella</i> , z. T. bis in die Kreide hinaufgehend, wie <i>Gyroporella</i> (Fig. 10 d).
		<i>Triploporellidae</i> . Meist keulenförmig, Sporen wie vorher, jedoch die Wirteläste außerdem mit assimilierenden Auszweigungen. <i>Triploporella</i> und <i>Tetraploporella</i> (Jura, Kreide), <i>Thyrsoporella</i> im Alt-Tertiär.

Die noch lebenden Gruppen der Bornetelliden, Neomeriden (*Neomeris* schon in der oberen Kreide) und die Acetabulariden sind ebenfalls, meist erst seit dem Tertiär, gelegentlich fossil gefunden worden. Mit der lebenden *Acetabularia* ist verwandt die aus dem Tertiär bekannte *Acicularia*, von der später als die fossile auch eine lebende Art *Ac. Schencki* gefunden wurde.

### 3. Charophyta (Armeuchtergewächse)

Diese Algengruppe wird wegen ihrer isolierten Stellung häufig als besondere Klasse betrachtet. Pflanze mit Stengel mit quirlständigen Ästen; Schwärmsporen fehlen; schraubig gewundene Samenkörper befruchten die oberhalb des Antheridiums in der Achsel der Zweiglein befindliche Eizelle (Oogonium). Letztere von einer schraubig gewundenen Hülle umgeben, mit einem „Krönchen“ genannten Aufsatz, auch die den Stengel umgebenden Röhren oft etwas spiralig gedreht.

Als Fossilien haben von dieser heute meist im Süßwasser lebenden Gruppe nur die kalkabsondernden *Chara*-Arten Bedeutung, die nach dem Zerfall des Pflanzenkörpers oft beträchtlich zur Bildung von Süßwasserkalklagern beitragen; mit Struktur erhält sich allerdings selten mehr als die durch die Spiralstruktur kaum mit etwas anderem zu wechselnden Oogonien (Fig. 10 g), die man aus lockeren Kalkablagerungen oft in Menge herausschlämmen kann. Solche *Chara*-Kerne sind mit Bestimmtheit seit dem Jura bekannt und durch Einzelheiten in der

Skulptur voneinander verschieden. Hin und wieder findet man auch Bruchstücke des Stämmchens und des Krönchens, wie im Tertiär des Pariser Beckens.

Möglicherweise ist aber die Gruppe viel älter als mesozoisch. Im Devon von Ohio (N.-A.) und Rußland finden sich die unter dem Namen *Trochiliskus* bekannten Kernchen, die so sehr an *Chara*-Kerne erinnern, daß man wohl eine nähere Verwandtschaft trotz mancher Besonderheiten annehmen muß (KARPINSKI). Letzterer Autor ist auch geneigt, zu den Charophyten die durch nicht spiralige Struktur ausgezeichneten, auch im deutschen Devon bekannten Sycidien zu rechnen, doch ist deren Stellung noch dunkel, manche rechnen sie zu den Dasycladeen. Im allgemeinen kann man von vielen fossilen *Chara*-Oogonien sagen, daß sie im Vergleich zu den lebenden sehr groß, nämlich über 1 mm groß gefunden sind. Eine recht eigenartige Form, die zu den Characeen gebracht wird, ist *Lagynophora* STACHE aus dem Tertiär Dalmatiens. Einige Beispiele sind in Fig. 10 e—g dargestellt.

#### 4. Phaeophyceae (Fucoïdeae), Braunalgen, Brauntange

Der Name dieser Gruppe rührt her von der braunen Farbe (Erythrophäin), die sie zur Schau tragen; sie verdeckt das Chlorophyll, das erst nach dem Beseitigen des braunen Farbstoffs sichtbar wird. Man unterscheidet bei ihnen mehrere Familien, von denen die Fucaceen die höchststehenden sind. Diese und die z. T. mehrere 100 m langen Laminariaceen sind es allein, von denen fossile Vertreter angegeben werden, allerdings ist deren systematische Stellung schon aus Mangel an Fortpflanzungsorganen keineswegs sicher; auf diese kann und braucht deswegen hier nicht weiter eingegangen werden. Die Beziehungen gründen sich vielmehr auf Ähnlichkeiten in den vegetativen Organen. Bei *Fucus*-Arten beobachtet man eine sehr regelmäßige Gabelverzweigung; manche besitzen Schwimmblasen. Es sind so gut wie ausschließlich Meeresbewohner. Am Grunde sind sie durch Haftscheiben an Steinen oder ähnlichen festen Körpern befestigt.

Von den Braunalgen und Brauntangen sind eine große Zahl von fossilen Resten angegeben worden, von denen jedoch die meisten ohne weiteres als anorganische Bildungen oder Problematica beiseite gelassen werden können; es sind besonders unter dem Namen *Fucoïdes*, *Algites*, *Algacites* usw. angegebene Abdrücke, die schon durch den steten Mangel irgend welcher Kohlensubstanz den Verdacht anorganischen Ursprungs erwecken (S. 13).

Mit mehr oder weniger Sicherheit bringt man hier gewöhnlich *Haliserites* und *Nematophycus* CARRUTHERS 1870 (auch *Nematophyton* DAWSON 1880 und *Prototaxites* DAWSON 1856 genannt) unter, von denen die letztgenannte Gattung die wichtigere ist, da sie mit Struktur erhalten

ist. Die Reste stammen aus silurischen und devonischen Schichten und zeigen sich aus einem Scheingewebe nach Art des *Laminaria*- und *Fucus*-Körpers zusammengesetzt, oft sehr dick und lang, mit bald weiteren, bald engeren Zellen, manchmal mit konzentrischen Zonen engerer und weiterer Zellen, nach Art von Jahresringen. Am bekanntesten ist *Nematophycus Logani* DAWSON sp., im unteren Devon von Canada und im Silur von Wales gefunden; bei uns findet sich (selten) im Devon des Rheinischen Schiefergebirges *N. Dechenianus* PIEDB. sp. (s. SOLMS, Jahrb. Kgl. Pr. Geol. L. A. 1895, S. 77). Es sind an  $\frac{1}{2}$  Dutzend Arten beschrieben worden, auf die wir nicht weiter einzugehen brauchen. Einige Autoren betrachten auch *Pachytheca* als hierhergehörig, doch ist deren Verwandtschaft noch unklarer als die von *Nematophycus*, mit dem *Pachytheca* z. T. zusammen vorkommt. Diese sind kleine, etwa 0,5 cm dicke etwa kugelige Objekte, in deren Zentrum ein lockerfädiges Gewebe steckt, das nach außen zu in ein dichteres, engzelliges übergeht, so daß man deutlich zwei Zonen unterscheiden kann (vergl. BARBER, Ann. Bot. V, 1891, S. 145).



Fig. 11. *Haliserites Dechenianus*.  
Unter-Devon der Eifel.  $\frac{1}{2}$ .

Nur in Abdrücken ist *Haliserites Dechenianus* bekannt, Fäden mit einer Art von Mittelader, öfter gegabelt, meist in großer Menge in Form eines zusammengeschwemmten Detritus an gewissen Stellen des rheinischen Unter-Devon die Schiefer erfüllend. Bei Daun in der Eifel ist die Art in solcher Masse angehäuft worden, daß eine Art von Kohle entstanden ist, die auch zeitweilig abgebaut wurde. STEINMANN hat neuerdings die Fucaceen-Natur dieses Organismus zu stützen versucht, indem er terminale Anschwellungen mit Pünktchen als identisch mit den Sporangien tragenden Schwellungen der Gabelenden von *Fucus* verglich, ja sogar *Haliserites* einfach als *Fucus* bezeichnete. Indes ist diese Ansicht als voreilig anzusehen, und ein Unbefangener wird den Schwellungen bei *Haliserites* kein nennenswertes Gewicht beilegen können. Zweifellos stellt aber *Haliserites* eine Pflanze dar, wie schon die Kohlensubstanz zeigt, ob allerdings eine Fucacee, ist eine andere Frage.

### 5. Rhodophyceae, Rotalgen

Äußerlich den Fucoïdeen manchmal ähnelnd, weichen diese der Gestalt nach sehr mannigfaltigen Algen durch die Art der Fortpflanzung von ihnen ganz und gar ab: diese recht komplizierten Verhältnisse müssen in einem Lehrbuch der Botanik eingesehen werden. Wie bei den Braunalgen, so ist auch hier der grüne Farbstoff (Chlorophyll) durch eine andere, meist prachtvoll rote Farbe verdeckt (Erythrophyll); nach dem Ausziehen dieses (im Süßwasser) tritt das Grün hervor. Fossil sind von dieser ziemlich isolierten, fast nur das Meerwasser bewohnenden Gruppe diejenigen von Bedeutung, die ihren Thallus mit kohlen-

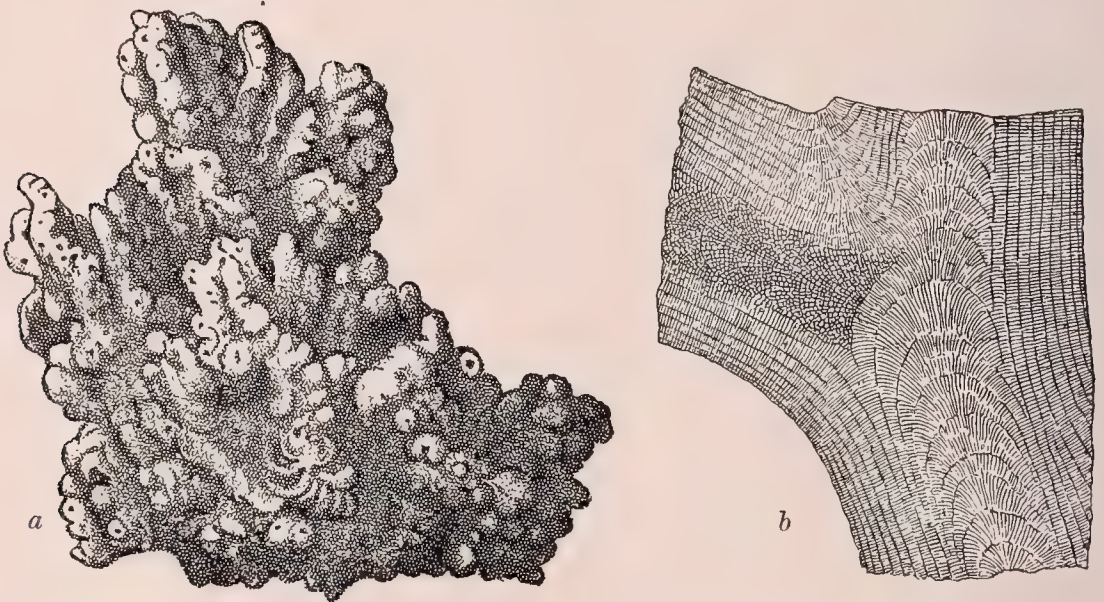


Fig. 12. *a* = *Lithothamnion Goldfussi* GÜMBEL. Kreide. *b* = *L. amphiroaeformis* ROTHPL., Längsschliff. ( $\frac{50}{1}$ ). Turon. Nach GÜMBEL und ROTHPLETZ.

saurem Kalk inkrustieren. Die als *Gigartinites*, *Delesserites*, *Chondrites* usw. bezeichneten Objekte sind meist Problematica, zum großen Teil gar nicht pflanzlicher Natur. Demgemäß haben wir nur zu betrachten die Familie der

#### Corallinaceae

Wie schon oben angedeutet, ist der Thallus dieser Familie mit Kalk inkrustiert, und ähnlich wie man früher die verticillaten Siphoneen (Dasycladaceen) für tierischer Natur hielt, so auch hier, nur daß im vorliegenden Falle besonders bei *Lithothamnion* (Fig. 12) die Verführung wegen der Korallenähnlichkeit (daher: *Corallinaceae*) besonders groß ist, und weil *Lithothamnion* oft in Massen als Bekrustung an



Korallenriffen lebt. Als die Lithothamnien zuerst fossil gefunden wurden, hielt man sie überhaupt nicht für organischen Ursprungs<sup>1)</sup> und erst der Vergleich mit lebendem Material klärte den Sachverhalt auf. Der obere Teil des Thallus von *Lithothamnion* läßt im Mikroskop eine sehr feine Kreuzschraffur erkennen, entsprechend ebensovielen kleinen Zellchen, während der untere radialstrahlige Struktur zeigt. Die Sporangien sind nahe der Oberfläche eingesenkt oder etwas hervorspringend eingebettet. *Lithothamnion* spielt im Tertiär (auch schon in der Kreide vorkommend) eine große Rolle als Kalksteinbildner wie auch heute.

Auch im Palaeozoikum soll diese Gruppe Vorläufer gehabt haben in der Gattung *Solenopora* DYBOWSKI, von der neuerdings ROTHPLETZ (s. Kungl. Sv. Vet. Ak. Handl. 43, 5, 1908) noch *Solenoporella* abtrennt hat. *Solenopora* kommt vom Silur bis zum Jura (*Solenoporella*) vor. Sie stellt etwa kugelige Stücke von der Größe eines kleinen Apfels dar, die in Vertikalrichtung zahlreiche septierte parallelwandige Zellen zeigen, die oft in konzentrischen Lagen erscheinen. Senkrecht dazu erscheinen die Zellwände unregelmäßig gebogen oder polygonal. Auch diese Gattung galt ursprünglich als animalisch, sie ist weit weniger wichtig als die vorigen. Neben diesen ist noch *Archaeolithothamnion* (Kohlenkalk) zu nennen, durch die Verteilung der Sporangien im Thallus von *Lithothamnion* verschieden. (FOSLIE, Kgl. Norsk. Vid. Selsk. Skr. 1909, S. 1).

### Algen unsicherer Verwandtschaft

Neben den vorgenannten gibt es noch eine Anzahl fossiler Organismen, die man mit mehr oder weniger großer Sicherheit gewissen Familien der Algen zurechnet, ja deren Algennatur von mancher Seite angezweifelt wird. Einige von diesen waren bereits im vorigen mitberührt worden; insbesondere erübrigen hier noch zu besprechen die Boghead-Algen.

Das Verdienst, diese Objekte zuerst eingehend behandelt zu haben, gebührt B. RENAULT und C. EG. BERTRAND (vergl. RENAULT, Flore foss. Autun 1896, S. 514ff.; BERTRAND, Bull. Soc. Hist. Nat. Autun, 1896; Bull. Soc. belge Géol. Pal. Hydr. VII, 1893, S. 45ff.; Congrès internat. minér., mét. etc. Lüttich, 1905, 44 p., IX Taf.). Sie fanden in gewissen Boghead-Kohlen aus Schottland und Frankreich, sowie aus Australien beim Studium von Kohlendünnschliffen Organismen von der Art der in Fig. 13 u. 14 dargestellten und andere.

*Reinschia*. Dieser im australischen Kerosene-shale häufige und diesen fast ausschließlich zusammensetzende Organismus ist etwa

<sup>1)</sup> Man nannte früher diese Kalkalgen nebst den ebenfalls für tierisch gehaltenen Siphoneen auch wohl Nulliporen (GÜMBEL).

300 × 150  $\mu$  lang und zeigt eine Hülle von einer Zellenreihe Dicke mit einer inneren Höhlung. Es scheint, daß *Reinschia australis* auch in sonstigen Gondwana-Ländern (s. hinten) eine Rolle spielte, da sie inzwischen durch D. WHITE (Comm. Est. Min. Carvaño do Brazil 1908, p. 407, t. XI, 11, 12) in Süd-Brasilien und von CHAPMAN (Nature, 88, 1911, S. 176) auf den Falklands-Inseln nachgewiesen ist, also sich wie andere Elemente der Glossopteris-Flora verhält.

*Pila*. Der vorigen ähnlich, aber etwas kleiner, ohne Zentralhöh- lung, aus 6—700 Zellen bestehend. *Pila scotica* im schottischen, *P. bi-*



Fig. 13. Boghead-Algen (*Reinschia australis*) in australischem Boghead. Längsschliff ( $\frac{75}{1}$ ). Nach C. EG. BERTRAND.

*bractensis* im Boghead von Autun. Die *Pila*-Arten machen bis  $\frac{3}{4}$  der Bogheadkohle aus, sind also deren maßgebende Bestandteile.

BERTRAND und RENAULT vergleichen diese Organismen mit der „Wasserblüte“ (fleurs d'eau), einer massenhaften Grünalgenvegetation, wie sie in unseren Süßwassern öfters auftritt. Die Körper werden als gallertig und ursprünglich rundlich angesehen, sie sanken dann nach dem Absterben am Boden des Wassers platt zusammen, wie Fig. 13 zeigt. Solche Massenvegetation in den stillen Gewässern der Vorzeit lieferte die ungeheuren Mengen dieser Gesteine, z. T. vermischt mit

Tontrübe. Die systematische Stellung dieser Organismen ist wohl noch nicht sicher. Während sie von BORNET mit Chroococcaceen (*Gomphosphaeria*) verglichen werden, nähert sie C. EG. BERTRAND den *Volvox*-Arten, und noch andere Autoren den Hydrodictyceen und zwar der *Pediastrum*-Form (WHITE, POTONÉ), also Familien aus den Chlorophyceen. Daß es sich um Algen handelt, scheint nach den Äußerungen der meisten Autoren nicht sehr zweifelhaft, und so dürfte eine neuerdings von JEFFREY vertretene Ansicht, daß es sich um Sporen handele, wenig Wahrscheinlichkeit für sich haben. Sporen von Farnen usw. kennt man fossil zur Genüge, sie gleichen aber den Reinschien und Pilen absolut nicht; diese haben auch eine viel zu verschiedene Größe. Daß sich solche Algen in den Bogheads, d. h. Sapropelgesteinen bis heute erhalten haben, kann denjenigen wenig wundern, der die Eigenschaften dieser Bildungen näher kennt. Auch in Deutschland ist *Pila* nicht unbekannt, bisher aber nur aus einem Boghead von Zwickau durch STERZEL bekannt geworden (XIV. Ber. naturwiss. Ges., Chemnitz 1900, S. LXV).

Allerdings sind die deutschen Boghead- und Cannelkohlen bisher daraufhin nur ganz ungenügend untersucht worden.

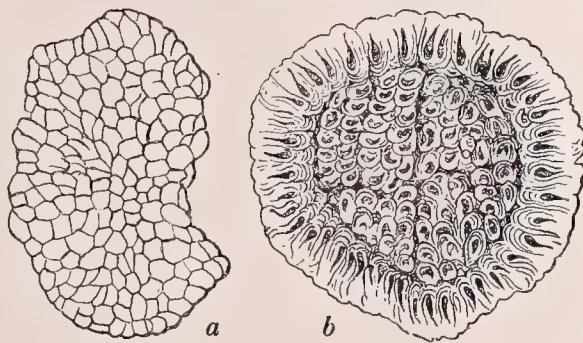


Fig. 14. Boghead-Algen in Aufsicht.  
*a* = *Pila* von Autun. *b* = *Reinschia*  
 aus australischem Perm.

### Coccosphären und Rhabdosphären

Sehr kleine, runde Körper, die mit kleinen runden Kalkscheibchen oder von Stäbchen verschiedener Gestalt umgeben sind und in Tiefseeablagerungen gefunden sind (besonders Challenger-Expedition); die Scheibchen oder Stäbchen werden oft isoliert gefunden (Coccolithen und Rhabdolithen). Es ist sehr fraglich, ob diese Organismen — als solche werden sie jetzt wohl allermeist angesehen — zu den Algen gehören, jedenfalls ist ihre Verwandtschaft ganz unklar. Coccolithen sind auch fossil bekannt, z. B. aus der Kreide und dem oberen Lias (Lias  $\epsilon$ , von ROTHPLETZ in einem Hornschwamm gefunden, wie die ältesten Diatomeen, S. 18). Der Vollständigkeit wegen seien diese oft zitierten *Problematika* hier angeführt.

## Fungi, Pilze

### I. Myxomyceta, Schleimpilze

Fossile Reste dieser Gruppe sind, wie bei ihrer Natur leicht begreiflich, nicht mit Sicherheit bekannt. Ob das RENAULTsche *Myxomycetes Mangini* (RENAULT, Flore fossile d'Autun 1896 S. 422) dahingehört, ist fraglich; andere Angaben sind noch unsicherer. Der erstere wurde aus Korkgewebe eines echt versteinerten Pflanzenstückes von Autun (Permocarbon) angegeben und als Plasmodium angesprochen.

### II. Schizomycetes (Bacteria), Spaltpilze

Fossile Bakterien sind besonders von B. RENAULT in großer Zahl angegeben worden, und er schrieb ihnen eine große Rolle bei der Zerstörung und Inkohlung der Pflanzengewebe im Palaeozoikum zu; besonders ist hier seine Flore fossile d'Autun et d'Épinac 1896 zu vergleichen. Unter dem Namen *Micrococcus Zeilleri*, *Bacillus Tieghemi*, *B. permicus* u. a. werden dort sogar verschiedene Arten unterschieden. Es hat sich aber herausgestellt (BERTRAND, Assoc. franc. Av. Scienc. 1909, S. 600), daß diese Bakterien wenigstens allergrößtenteils auf Mißdeutungen beruhen, indem anorganische Körperchen, organischer Detritus von Bakterienform für Bakterien gehalten wurde. Daß diese bei dem Kohlungsprozeß überhaupt eine Rolle gespielt haben, muß schon darum bestritten werden, weil Humuswässer als desinfizierend bekannt sind, und demgemäß schon in noch ziemlich jungem Torf kein Bakterienleben mehr nachweisbar ist. Die Erhaltungsmöglichkeit von Bakterien im fossilen Zustand dürfte überhaupt wenig wahrscheinlich sein; andererseits werden von BERTRAND sogar in permo-karbonischen Gewebsteilen Zellkerne<sup>1)</sup> als erhalten angegeben (Congrès internat. Min. Géol. etc. Lille 1905, T. I, 2, 3).

Bakterien sind auch sonst in fossilem Zustande hier und da angeführt worden, so von C. EG. BERTRAND aus Coprolithen des Weald von Bernissart. Daß solche vorhanden gewesen sind und zwar schon in den älteren geologischen Epochen, unterliegt wohl nur geringem Zweifel; ob sich etwas davon erhalten hat oder nicht, ist eine andere

1) Prof. BERTRAND zeigte mir in Lille die Präparate hierzu freundlichst, die in der Tat sehr den Anschein der Erhaltung von Zellkernresten erwecken; Sicherheit läßt sich aber wohl nicht gewinnen. Auch sonst sind ja gelegentlich (umgewandelte) Inhaltsreste von Öl- und Gummizellen von den Autoren angegeben worden, ob mit Recht, bleibt fraglich — G.

Frage. In der Literatur tauchen aber Kohlenbakterien noch hin und wieder auf; so handelt neuerdings SCHROEDER (Cbl. Bakter. 41, 1914, S. 460) von solchen, gibt aber dann selbst an, daß sie erst nachträglich in das Kohleninnere gelangten. Es ist also ähnlich wie mit den Kohlen-diatomeen (S. 18).

### III. Hyphomycetes (Eumycetes), Fadenpilze

Auf bedeutend sichererem Boden befinden wir uns bei den fossilen Resten der echten Pilze. Ihr Körper besteht aus einem mehr oder weniger dichten, aus einzelnen verschlungenen Fäden bestehenden Gewebe, oder die Fäden sind einzeln. Im allgemeinen ist die Vermehrung eine ungeschlechtliche durch Sporen. Der vegetative Körper, das Myzel, entzieht sich auch bei den größeren Pilzen dem Blick, da er sich in den befallenen Pflanzen usw. verbirgt und nach außen nur die oft großen sporentragenden Organe treibt; besonders auffällig ist dies bei den „Hutpilzen“.

Bei den fossil erhaltenen Pilzen kann man zwei Gruppen unterscheiden, nämlich 1. solche, die nur im Abdruck auf Rinde, Blättern usw. haftend bekannt sind, deren Identifizierung sich also auf ganz äußerliche Vergleiche stützen muß, und 2. solche, die man in echt versteinertem Zustande in fossilen Hölzern und anderen Pflanzen als Mycel zuweilen auch mit Sporen antrifft. Wie heute, so waren auch früher die Pilze die schlimmsten Holzzerstörer, und man kann häufig an der Art und Weise, wie das Holz zerstört ist, die Art des Pilzes erkennen. Ein großer Teil der Abdrücke, die als Pilze beschrieben wurden, sind jedoch problematischer oder unsicherer Natur und jedenfalls mit Vorsicht aufzunehmen. Über die fossilen Pilze ist besonders zu vergleichen MESCHINELLI, *Fungi fossiles* in SACCARDO, *Sylloge fungorum* 1892. Bei den als Abdruck erhaltenen Pilzen handelt es sich meistens um kleinere in Gestalt von Flecken und Pusteln auf Blättern auftretende Objekte, die mit Vorliebe mit Ascomyceten und zwar mit Peritheciën von Pyrenomyceten (Fig. 16 b) und Discomyceten verglichen werden. Sie werden als *Hysterites* (anscheinend schon im Carbon), *Rosselinites* (desgleichen), *Excipulites* (*E. Callipteridis* od. *Neesi* GÖPPERT, Figur 15), *Sphaerites* usw. bezeichnet, in Anlehnung an die lebenden Gattungen (*Hysterium*, *Rossellinia*, *Excipula*, *Sphaeria* usw.) und z. T. in jüngeren, besonders tertiären Ablagerungen auch einfach zu den betreffenden lebenden Gattungen gestellt. Daß diese im Tertiär schon vorhanden gewesen sind, ist wegen der Identität vieler tertiärer Arten mit heute noch lebenden



Fig. 15. *Excipulites Neesi* GÖPP. auf einem Samen des Rotliegenden von Thüringen. LINKS in  $\frac{1}{1}$ .

höheren Pflanzen, ihren Wirtspflanzen, kaum zweifelhaft, und auch die echt versteinerten Reste weisen in dieselbe Richtung.

Bei den echt versteinerten Pilzen, die sich also in Form von Mycel- und Sporenresten innerhalb echt versteineter Gewebe finden, hat man besonders in tertiären Hölzern die Verwandtschaft mit heutigen Arten sehr wahrscheinlich machen können. Besonders hat CONWENTZ nach eingehenden Studien der Art der Holzerstörung durch lebende Pilze dies Gebiet an fossilem Material studiert (Die fossilen Hölzer von Karlsdorf am Zobten 1880; Monographie der baltischen Bernsteinbäume 1890; Fossile Hölzer Schwedens 1892) und er konnte z. B. bei den Bernsteinbäumen eine Zerstörungsform nach Art des *Polyporus vapore-*

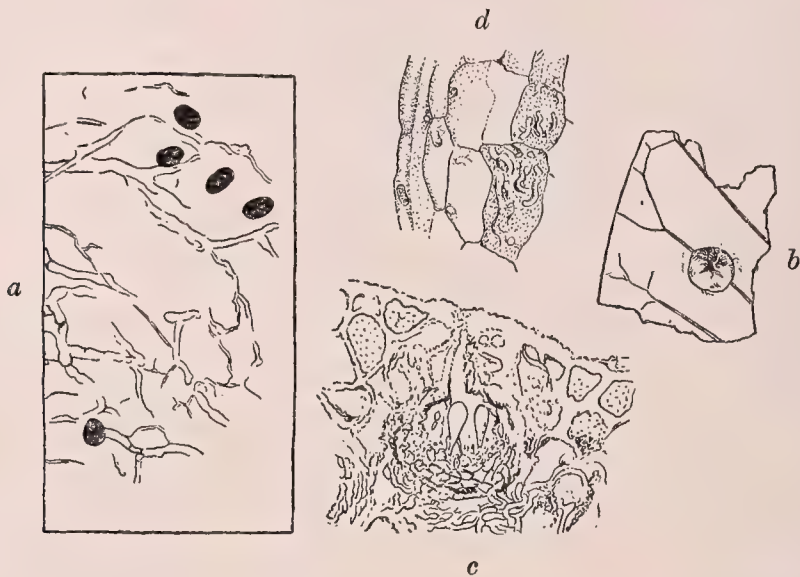


Fig. 16. Fossile Pilzreste. *a* = *Trichosporites Conwentzi* FELIX. Aus einem schwedischen Kreideholz. <sup>450</sup>/<sub>1</sub>. *b* = „*Rhytisma*“ auf einem tertiären Laubblatt (Bilin). *c* = Pyrenomyceten-Perithecium („*Pleosporites Shirainus*“ SUZUKI) in einem Koniferenzweig der oberen Kreide (Japan). *d* = Äußeres Gewebe einer *Cordaites*-Wurzel aus dem Karbon mit Pilzhyphen in den Zellen (*Mycorrhiza*). Nach CONWENTZ, ETTINGSHAUSEN, SUZUKI, OSBORN.

*rius* (*f. succinea*) feststellen, oder an einem Kreideholz aus Schweden eine Krankheit, wie sie der gefürchtete *Trametes Pini* (Wurzelfäule der Kiefer) erzeugt, ebenfalls an einer Kiefer (*Pinus Nathorsti* CONWENTZ). Auch FELIX (Zeitschr. Deutsche Geol. Gesellsch. 1894, S. 269 ff.) hat sich mit solchen Studien befaßt und solche Holzpilze als *Cladosporites* und *Haptographites* (Fig. 16 *a*) usw. beschrieben. Derartige Pilzreste sind schon aus dem Palaeozoikum bekannt; aus diesem haben z. B. RENAULT, SMITH und neuerdings OLIVER Pilzmycelien bekannt gemacht; eins der bekannteren Beispiele bildet *Peronosporites antiquarius* SMITH (Gard. Chronicle 1877, S. 499), von WILLIAMSON nachuntersucht, ein Pilz, der bei den Phycomyceten richtig untergebracht zu sein scheint; er fand

sich in den Zellen von *Lepidodendron*. Auf *Alethopteris* schmarotzte der von OLIVER gefundene Pilz, den MAGNUS *Urophlyctites Oliverianus* nannte.

Ein recht leidlich erhaltenes Pyrenomyceten-Perithecium hat SUZUKI bekannt gemacht (*Pleosporites Shirainus*, Figur 16 c), das noch Asci, Apophysen und Mycel zeigt, also einen der best erhaltenen fossilen Pilze darstellt. Er stammt wie der folgende aus den Knollen der oberen Kreide von Hokkaido in Japan und schmarotzte auf *Cryptomeriopsis*. Von ebendort ist zu nennen *Petrosphaeria japonica* M. STOPES, in einem Dicotylenstamm schmarotzend (*Saururoopsis*); der Pilz soll mit *Sphaeria* verwandt sein, aber das ist zweifelhaft (vergl. STOPES, Catal. cret. flora 1913, S. 268).

Sehr selten findet man Reste der hutförmigen Sporenträger von Pilzen, wie das bei deren hinfälliger Natur leicht erklärlich ist<sup>1)</sup>. In vielen Fällen, wenn nicht den meisten, kann man die Hyphen der Pilze in echt versteinerten Resten, besonders Hölzern nicht mehr beobachten, sieht aber ihre verderbliche Wirksamkeit an dem Zustande der Holzzellen, indem diese in eigentümlicher Weise (meist nach der Micellarstruktur) zerfasert, die Zellwände durchlöchert und z. T. in charakteristischer Weise angegriffen sind. Aus den CONWENTZschen Arbeiten, auch des Verf.s, sind dafür Beispiele genug bekannt, und CONWENTZ hat z. T. darnach das so anschauliche Bild von dem pathologischen Zustand der Bäume im Bernsteinwald entworfen. Daß die Pilze in den Urwäldern der Vorzeit ihr Zerstörungswerk in ungehindertem Maße vollziehen konnten, wo kein forstlicher Schutz ihr Beginnen behinderte, ist klar.

Erwähnt sei noch, daß neuerdings von OSBORN (Ann. Bot. XXIII, 1909, S. 603) bei den Wurzeln von *Cordaïtes* aus dem Carbon (*Amyelon radicans*) *Mycorrhiza* nachgewiesen wurde und zwar endotrophe Myc., was auch für die Biologie von *Cordaïtes* interessant ist; schon 1904 hatte WEISS (Ann. Bot. 18, S. 254) in einer unbestimmbaren Wurzel (Carbon) *Mycorrhiza* gefunden (*Mycorrhizonium*). Da aber sonst bei *Amyelon* diese Pilzsymbiose noch nicht bemerkt zu sein scheint, so handelt es sich wohl um eine fakultative Pilzsymbiose. Weitere Untersuchungen sind hier nötig.

---

<sup>1)</sup> Neuerdings ist von HOLLICK sogar aus dem Carbon eine Polyporacee angegeben worden (Mycologia II, 1910, S. 93), ein pilzhutförmiges Toneisensteingebilde; da der Autor aber selber die Möglichkeit der anorganischen Natur in Erwägung zieht, so darf man trotz der großen äußeren Ähnlichkeit wohl Zweifel hegen.

## Lichenes, Flechten

Reste von Flechten sind fossil sehr spärlich bekannt: am besten sind die im Bernstein erhaltenen (s. KLEBS-CASPARY, Bernsteinflora 1907, S. 18) von wo *Cladonia*- und *Cetraria*-Stücke angegeben werden.

Als Abdrücke finden sie sich sehr selten; sie sitzen Baumrinden auf. Aus der Braunkohle der Wetterau ist durch GEYLER eine *Parmelia* ähnliche Flechte bekannt geworden.

## Bryophyta, Moose

Die Praehistorie der Moose bietet ein bisher noch nicht gelöstes Problem, besonders, was das Auftreten der Laubmoose (*Musci frondosi*) anbelangt. Man sollte bei der niederen Organisation der Moose und besonders bei ihrem Auftreten in Massenvegetation erwarten, schon im Palaeozoikum ihnen häufig zu begegnen. Dies ist jedoch nicht der Fall; es ist kein fossiles Moos aus dem Palaeozoikum mit Sicherheit bekannt. Die Lebermoose (*Hepaticae*), die niedriger organisierten Moose, scheinen früher aufgetreten zu sein, und schon im Unterkarbon hat man Reste beobachtet, die äußerlich an *Marchantia* und ähnliches erinnern. Doch sind diese in keiner Weise mit einiger Sicherheit zu klassifizieren, und erst im Mesozoikum (Keuper und untere Kreide) scheinen sich deutlichere Spuren davon einzufinden. Die als *Muscites* aus dem Palaeozoikum angegebenen Moosreste ähneln zwar z. T. recht Laubmoosresten, erlauben aber ebenfalls keine nähere Diskussion.

Man hat oft gesagt, daß die Moose wohl nur deshalb im Palaeozoikum fehlen, weil sie wegen ihrer zarten Natur zur fossilen Erhaltung schlecht geeignet seien, und insbesondere wird das von solchen Botanikern gerne ins Feld geführt, die die Farne phylogenetisch von den Moosen ableiten wollen; dieses Argument ist aber nicht richtig, denn wer sich z. B. mit Torfen beschäftigt hat, weiß, daß sich Reste von Sphagnen und anderen Moosen ziemlich lange in der homogenen Masse leicht kenntlich erhalten. Mag man aber der Erhaltungsfähigkeit der Moose als Abdruck auf Schiefen auch skeptisch gegenüberstehen, so müßten sich doch Spuren davon in den Torfdolomiten (Coal-balls) der Steinkohlenflöze erhalten haben, wo sich ja recht empfindliche Gewebsteile oft in bester Weise konserviert haben. Es sind aber auch hier weder Spuren bodenbewohnender, noch von epiphytischen Moosen gefunden worden. Alles spricht jedenfalls dafür, daß Moose im Palaeo-



zoikum gefehlt haben; mindestens hat man aber bei dieser Sachlage keine Berechtigung, die Existenz der Moose vor die der Farne zu setzen, die schon aus dem Oberdevon oder gar Mitteldevon bekannt sind. Erst im Tertiär werden Moosreste häufiger, und wir kennen solche sowohl als Abdrücke, wie als Einschlüsse im Bern-

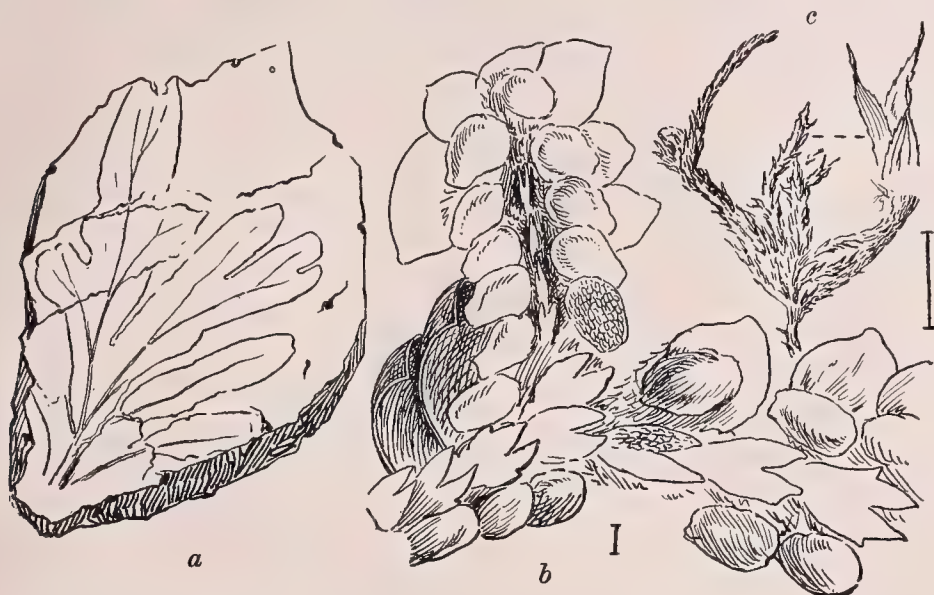


Fig. 17. Einige fossile Moosreste. *a* = *Palaeohepatica Rostafinskii* RACIBORSKI, Unt. Jura, Galizien. *b* und *c*: Moosreste aus dem Bernstein. *b* = *Frullania acutata* CASP., *c* = *Muscites tortifolius* CASPARY (Laubmoos).

stein, wo bereits eine ganze Anzahl von lebenden Gattungen der Laub- und Lebermoose auftreten.

## I. Hepaticae, Lebermoose

Die Angaben über das Vorkommen solcher in praecretacischen Perioden beziehen sich fast sämtlich auf *Marchantia*-ähnliche Thallusabdrücke. Solche kommen schon im unteren Carbon von Schottland vor (KIDSTON); bekannter ist *Palaeohepatica Roemeri* RACIBORSKI u. a. (Fig. 17*a*) aus dem Keuper Galiziens, ferner *Marchantites*-Reste aus dem Jura und Wealden Englands, auch Galiziens. Es sind aber an diesen keine Fruktifikationen erhalten, und sie wurden wegen der thallösen Beschaffenheit des Pflanzenkörpers früher z. T. für Algen gehalten. Aus dem Tertiär dagegen sind *Hepaticae* mit Sicherheit bekannt; besonders ist hier zu nennen *Marchantites sezannensis* SAPORTA aus dem Oligocän von Sézanne (Dep. Marne) und ferner die zahlreichen Reste aus dem Bernstein, die oben schon erwähnt wurden (*Frullania*, *Jungermannia* u. a., Fig. 17*b*). Neuerdings hat HALLE (Mesozoic flora of Graham-Land, 1913, S. 90) aus dem Jura der Antarktis eigentümliche Pflanzenreste unter dem Namen *Schizolepidella gracilis* beschrieben, mit kleinen, oberwärts ein-

gekerbten Blättchen vom Habitus der ebengenannten Gattungen. Indes ist ihre Stellung unsicher; auch Zweizeiligkeit der Blätter, wie sie bei den betreffenden Hepaticae die Regel ist, ließ sich nicht genau nachweisen.

## II. Musci frondosi, Laubmoose

Der bekannteste Rest aus dem Palaeozoikum, der mit Laubmoosen verglichen worden ist, ist *Muscites polytrichaceus* REN. et ZEILLER aus dem oberen Prod. Carbon von Commeny (Fl. foss. Commeny 1888, T. 41, 2—4). Sein Äußeres ist in der Tat sehr moosähnlich, auch zeigt sich deutlich der bei manchen Moosen so beliebte Polsterwuchs; indes ist die genaue systematische Stellung dieses Restes keineswegs sicher. Ebenso ist es mit anderen palaeozoischen und mesozoischen Exemplaren (z. B. *Najadita* aus dem Lias Englands), von denen oft *Lycopodites*- und *Selaginellites*-Stücke an Moose erinnern; auch an lebende *Selaginella*-Arten erinnern sie öfter. Im Tertiär sind Moosreste häufiger, aber in der Regel sind nur die im Bernstein konservierten einer näheren verwandtschaftlichen Bestimmung zugänglich. Sie sind mit lebenden Gattungen verwandt, wie z. B. *Dicranum*, z. T. unsicherer Stellung (Fig. 17 c).

Sonst sind tertiäre Moosreste auch in Abdrücken bekannt, z. B. aus dem Obermiocän von Öningen, dem Miocän von Bonn u. a. Im Miocän von Montabaur hat LUDWIG (Palaeontogr. 8, 1861, S. 165; T. 63, 9) einen Moosrest mit Kapseln gefunden, der später von SCHIMPER als *Sphagnum* angesprochen wurde, aber offenbar ohne Grund.

Im Diluvium sind Moosreste häufig in Torfen noch erkennbar; von einigen Stellen werden Moose arktischen Charakters bei uns angegeben in Begleitung einer Anzahl anderer arktisch-glazialer Typen.

Die eine besondere Gruppe der *Musci frondosi* darstellenden *Sphagnales* (Torfmoose) sind im Diluvium, wie in der Jetztzeit als Torfbildner wohlbekannt, indes scheint ihr Nachweis im Tertiär noch nicht geglückt zu sein (s. oben). Ob sie in den pliocänen oder miocänen Braunkohlen wirklich gefehlt haben, läßt sich jedoch mit Sicherheit auch nicht behaupten; man kann ihre Auffindung in jüngeren Tertiärkohlen wohl noch erwarten, denn obwohl aus dieser, wie aus älteren Formationen keine Hochmoore, deren Hauptbildner bei uns die Sphagnen darstellen, bekannt sind, so ist es doch möglich, daß sich in ihnen schon wie auch bei uns gelegentlich in Flachmooren *Sphagnum*anflug befunden hat. Diese fehlen ja auch in den Taxodiummooren der atlantischen Küste von Nordamerika nicht, die ihrem Vegetationscharakter nach mit den Braunkohlenmooren parallelisiert werden und ja auch Flachmoore sind.

## Filicales, Farngewächse i. e. S.

Man kann bei diesen zwei große Klassen unterscheiden, die Leptosporangiaten und Eusporangiaten; bei ersteren ist die Sporangiumwand einschichtig, bei den anderen mehrzellschichtig. Die erste Gruppe enthält die meisten Angehörigen der lebenden Familien, die zweite heute die beiden Familien der Marattiaceen und Ophioglossaceen. Bei den geringen Beziehungen der beiden letzteren zu einander wie zu den Leptosporangiaten ist es aber besser und heute wohl von den meisten Systematikern befolgt, *Marattiales* und *Ophioglossales* als gleichberechtigte Reihen den *Filicales leptosporangiatae* gegenüberzustellen, wie es auch im ENGLERSchen Syllabus der Pflanzenfamilien (7. Aufl.) geschehen ist. Die Leptosporangiaten haben meist einen deutlichen Ring um die Sporangien, dessen Orientierung verschieden ist (s. das Folgende) und der beim Öffnen der Kapseln eine Rolle spielt. Die Eusporangiaten haben keinen Ring; bei den *Marattiales* sind die Sporangien meist verwachsen zu „Synangien“.

Es sei betont, daß ZEILLER (Élem. de Paléobotanique 1900, S. 54) darauf hinweist, daß es unter den fossilen *Marattiales* Formen der Eusporangiaten gibt, die manchmal bänder- oder plattenförmige Rudimente oder Ansätze eines Sporangienringes zeigen. Bei den fossilen Formen, speziell des Carbons, fällt es erschwerend ins Gewicht, daß man die Sporangien — oft in wunderbarer Erhaltung der Details — oft nur im Abdruck kennt, also sich dann über die Mehrzellschichtigkeit der Sporangienwände nicht befriedigend Aufschluß geben kann.

Wir betrachten im folgenden bei den einzelnen Familien zunächst immer die unmittelbar mit den lebenden Formen verwandten Reste, dann erst die rein fossilen, vollständig verschwundenen Gruppen.

### I. Filicales leptosporangiatae

Farngattungen, deren Verwandtschaft durch die Kenntnis der Sori und Sporangien mit bestimmten lebenden Familien bekannt ist.

#### I. Hymenophyllaceen

Zarte Pflanzen mit wenig oder stark differenziertem Laub, ohne Spaltöffnungen; sie leben in feuchter Luft, in Bergwäldern, in der Nähe von Wasserfällen und dergl., meist in den Tropen oder Subtropen. Die von taschenförmigen Indusien eingeschlossenen Sori sitzen auf dem Rande der meist nur einzellschichtigen Blätter, Fig. 18. Die Sporangien

sind ungestielt, sitzen an einem stielartigen Receptaculum inmitten der Indusien und haben einen schief oder horizontal verlaufenden Ring dickwandiger Zellen.

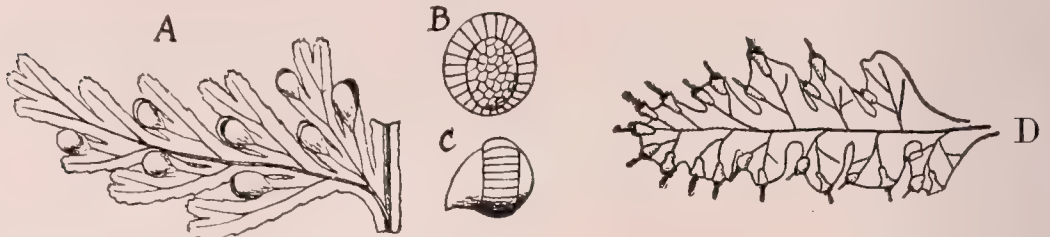


Fig. 18. Hymenophyllaceen. — A eine Fieder von *Hymenophyllum bivalve* Sw. vergr. (nach HOOKER). — B vom Gipfel und C von der Seite gesehenes Sporangium von *H. hirsutum* Sw. in  $\frac{35}{1}$  (nach ZEILLER). — D ein etwas vergr. Wedelstückchen von *Trichomanes crispum*. Aus den Indusien ragen die nackten Aderchen-Enden (die „Columellae“) hervor, denen die Sporangien ansitzen (nach PRANTL).

Fossile hierher gehörige Reste liegen, wie das bei der Zartheit der Pflanzen nicht verwunderlich ist, sehr wenige vor; wenn man von den aus dem Culm von Esnost von RENAULT (Bassin houiller Autun und Épinac 1896, p. 20) angegebenen unsicheren Sporangien absieht, ist der beste hierher gehörige Rest derjenige, den ZEILLER als *Hymenophyllites quadridactylites* GUTB. sp. beschrieben hat (Ann. Sci. nat. B. 6<sup>e</sup> sér. t. 16, T. 10, 23—32, 1883), an dem auch noch Spuren des Receptaculums sichtbar sein sollen (Fig. 19). Aus jüngeren Formationen sind sichere Angehörige der Familie nicht bekannt; die von STUR aus dem Waldenburger Liegendzuge als „*Hymenophyllum Waldenburgense*“ angegebenen Sprosse haben nichts mit Hymenoph. zu tun, sondern sind wohl Lycopodineen isolierter Stellung.

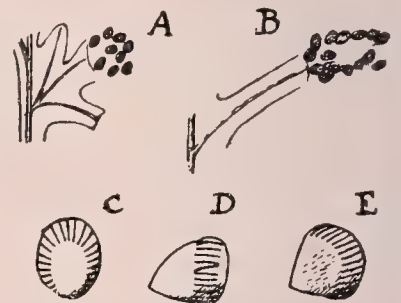


Fig. 19. *Hymenophyllites quadridactylites* (GUTB.) ZEILLER. A und B = Fiederchen in  $\frac{9}{1}$ ; C, D und E = Sporangien in  $\frac{35}{1}$ . Prod. Karbon Nord-Frankr. (Nach ZEILLER.)

## 2. Cyatheaceen

Meist baumförmige Farne; Sporangien mit vollständigem, etwas schiefem Ring, sonst denen der Polypodiaceen sehr ähnlich. In den Tropen und Subtropen zu Hause. Man unterscheidet bei ihnen 3 Gruppen:

1. *Cyatheeae*. Sori auf dem Rücken der Adern, Indusium becherförmig (Fig. 20) oder fehlend. Fossile Blattreste dieser Gruppe sind in Form von Abdrücken<sup>1)</sup> sehr wenig bekannt (? *Alsophila polo-*

<sup>1)</sup> Die alten Bezeichnungen namentlich von *Pecopteris*-Arten als *Cyatheetes* enthalten jedes Wertes.

*nica* RACIBORSKI aus dem Jura), dagegen gehören gewisse Stämme aus der Kreideformation wohl zweifellos hierher, die z. T. echt versteinert gefunden sind; am bekanntesten sind die aus der böhmischen Kreide als *Alsophilina*, *Oncopteris* beschriebenen (Fig. 21 a), denen sich noch

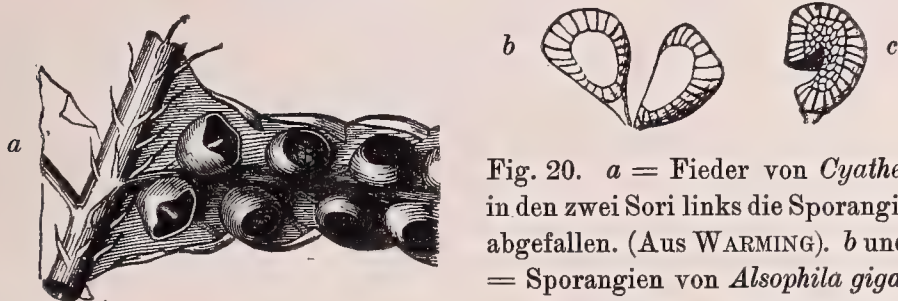


Fig. 20. *a* = Fieder von *Cyathea*; in den zwei Sori links die Sporangien abgefallen. (Aus WARMING). *b* und *c* = Sporangien von *Alsophila gigantea* WALL. in <sup>35</sup>/<sub>1</sub>. (Nach ZELLER.)

*Rhizodendron oppoliense* GOEPP. anschließt, in Deutschland mit erhaltener Struktur in der unteren Kreide mehrfach gefunden.

2. *Dicksonieae*. Sori an den Adernenden, mit zweiklappigem Indusium. Die Reste dieser Gruppe, die viele Arten mit insulär-isoliertem Vorkommen enthält, ist fossil offenbar reichlich vertreten gewesen, namentlich in der Jura-Flora. Ob die Gruppe wie überhaupt die Cyatheaceen im Palaeozoikum vertreten war, ist unsicher, besonders nachdem der von STERZEL als Dicksoniee angesprochene „*Dicksonites*“ *Pluckeneti* SCHLOTH. sp. sich nach den neuen Funden von GRAND'EURY als Pteridosperme entpuppt hat. Am wichtigsten ist die mesozoische Sammelgattung *Coniopteris* BRONGNIART, die der Autor für mesozoische Farne vom Habitus der Dicksonieen nach Laub und Sori schuf, und die man statt der oft etwas voreilig vollzogenen Identifikationen mit *Dicksonia* selbst gebrauchen sollte. Wenn nun auch die Zweiklappigkeit der Indusien noch nicht nachgewiesen ist und wenn auch, wie SEWARD bemerkt, manche Davallien eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit Dicksonieen haben, so gehört doch nach allgemeiner Annahme sicher ein großer Teil der *Coniopteris*-Reste in diese Gruppe. Am häufigsten ist wohl die fast ubiquite *C. hymenophylloides* BRONGN. des unteren und mittleren Jura (Fig. 22 a—c); außer sphenopteridischen kommen auch pectopteridische Formen vor, wie *C. arguta* L. und H. sp. Weiter

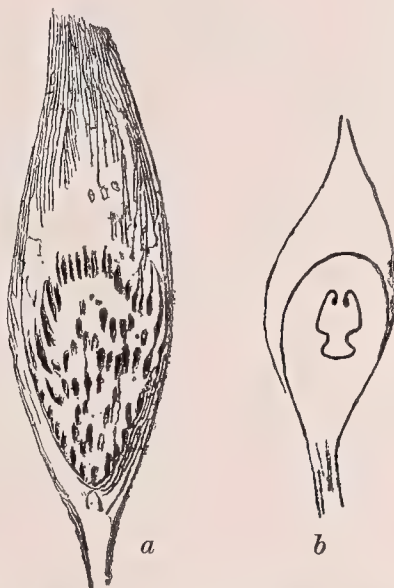


Fig. 21. *a* = *Alsophilina* DORMITZER, Blattnarbe <sup>1</sup>/<sub>2</sub>, Kreide. *b* = Blattnarbe von *Protopteris punctata* (STBG.) PRESL, Kreide. (Nach UNGER und HEER.)

sind hier zu nennen Formen wie *Gonatosorus* RACIBORSKI des unteren Jura.

Die aus der Unter-Kreide stammenden mit Struktur erhaltenen *Protopteris*-Stämme („*Lepidodendron*“ *punctatum* STERNBERG) hatte schon CORDA (1845) mit Cyatheaceen und Dicksonieen verglichen, und sie gelten heute noch als solche (Fig. 21 b).

Die 3. Gruppe bilden die Thyrsopterideen mit der einzigen Art und Gattung *Thyrsopteris elegans*, nur auf der Insel Juan Fernandez vorkommend, wie viele insuläre Arten der Dicksonieen den Stempel eines „lebenden Fossils“ tragend. (Vergl. CHRIST, Geogr. d. Farne, 1910,



Fig. 22. a—c = *Coniopteris hymenophylloides* BRONGN.; a: steril; b: fertil; c: Blättchen von b vergr. — d, e = *C. quinqueloba* PHILL. sp.; e = Sorus mit beringten Sporangien, vergr. Mittl. Jura von Yorkshire. Nach SEWARD.

S. 2, der sich in der Identifikation der fossilen Formen sogar viel weniger zurückhaltend zeigt, als die meisten Palaeobotaniker). Dennoch kennen wir keinen fossilen Rest, der mit Sicherheit zu dieser Gattung gehört; viele der oben unter *Coniopteris* begriffenen Formen sind von HEER, RACIBORSKI u. a. als *Thyrsopteris* aufgeführt worden, indes ist die kugelige Form der Sorus-Becher von *Thyrsopteris* nirgends sicher nachgewiesen. Die von STUR aus dem Culm (mähr.-schles. Dachschiefer) angegebene *Th. schistorum* entbehrt erst recht der Begründung. Nichtsdestoweniger ist *Th.* sicher ein sehr alter Typ, und es ist sehr wohl möglich, daß sich unter *Coniopteris* *Th.*-Arten verbergen.

### 3. Polypodiaceen

Sporangien gestielt, meist mitten auf der Unterseite (Fig. 23) oder auch am Rande der Blätter. Sori verschieden gestaltet. Sporangien mit unvollständigem, am Stiel unterbrochenem Ring, durch Querriß aufspringend.

Die Polypodiaceen sind die heute formenreichste Gruppe der Farne, aber fossil nur in beschränkter Zahl gefunden; im Palaeozoikum sind sichere Reste nicht gefunden. Dagegen sind im Mesozoikum solche mit ziemlicher Sicherheit z. T. sogar als Charakterpflanzen gewisser Horizonte bekannt. Aus dem unteren Jura hat RACIBORSKI (Flora Kopalna, 1894, T. 15) eine *Davallia* bekannt gemacht; wichtiger ist aber die der lebenden Gattung *Onychium* ähnliche im Weald weltweit verbreitete *Onychiopsis Mantelli* BRONGNIART sp., in sterilen und fertilen Exemplaren bekannt; auch einige andere Arten aus dieser Periode werden zu *Onychiopsis* gestellt.

Wir können sonstige, allermeist zweifelhafte Angaben über Polypodiaceen aus dem Mesozoikum übergehen<sup>1)</sup> und noch einen Blick auf einige tertiäre Polypodiaceen werfen, die in größerer Zahl bekannt sind und anzuzeigen scheinen, daß die Gruppe im Känozoikum ihren eigentlichen Aufstieg erlebte, worauf ja auch die heutige Artenfülle hinweist; z. T. knüpft sich an die tertiären Arten pflanzengeographisches Interesse.

*Onoclea*, heute in Nordamerika und Japan heimisch, zeigt sich schon dadurch als typisch „arktotertiäres“ Florenelement, und sie ist in einer der lebenden Art verwandten Form auch in Europa im Eocän (auch in Nordamerika) gefunden worden. Auch die heute noch in der atlantischen Region Europas vorkommende *Woodwardia radicans* (von Irland südwärts) hatte im Tertiär des sonstigen Europa z. T. nahe verwandte Vorläufer. Die heute in den Tropen verbreiteten *Chrysodium*-Arten



Fig. 23. Polypodiaceen. — Fertile Fieder von *Polypodium* (A), *Aspidium* (B), *Pteris* (C), *Davallia* (G). D = Sporangium und E, F = Sporen von *Polypodium*. A—G schwach, D, E, F stärker vergrößert. (Aus WARMING, E und F nach SADEBECK.)

<sup>1)</sup> *Dipteris* und seine Sippe (S. 44); die fossilen Reste haben gelehrt, daß die Verwandtschaft dieser Gruppe viel eher zu den Matoniaceen tendiert.

sind ebenfalls im Tertiär bekannt, z. B. im Eocän Englands und im Tertiär (?) Kleinasiens (det. ZEILLER).

An diese schließen sich noch andere tertiäre Polypodiaceenfunde an, die den heutigen Typen sehr nahe stehen, auf die wir hier aber nicht weiter einzugehen brauchen, wie *Aspidium* (*Lastrea*), *Nephrodium* u. a. Schöne Scolopendrien kommen im pleistocänen Kalktuff Thüringens vor.

#### 4. Matoniaceen

Eine Gruppe eigentümlicher, heute fast ausgestorbener, aber im Mesozoikum außerordentlich bedeutungsvoller Farne, deren Verständnis ohne die Fossilien nicht möglich ist; fast dasselbe kann man von der folgenden Gruppe (Dipteridaceen) sagen, deren Verwandtschaftsbild sich durch



Fig. 24. *Matonidium Göpperti* SCHENK. Charakteristische Matoniacee des Weald. Nach SCHENK. Verkl., rechts fertiles Blättchen vergr.

sich durch die Studien an den Fossilien vollständig verschoben hat.

Die Matoniaceen enthalten nur eine lebende Gattung mit zwei Arten, von denen für uns speziell *Matonia pectinata* Interesse hat, im Äußeren der Wedel *Matonidium*-ähnlich (Fig. 24), aber mit typisch zweiteiligem Blatt.

Die Sori haben ein Indusium und stehen zu wenigen beiderseits der Mittelader; die Sporangien haben einen unvollständigen Ring und gleichen nach Abnahme des Indusiums ganz denen von *Laccopteris* (Fig. 25). *Matonia pectinata* kommt heute nur an den Hängen des Mt Ophir bei Singapore und an dem gegenüberliegenden Ufer von Borneo vor<sup>1)</sup>. Die Gattung *Matonia* selbst ist fossil aus der Kreide von Kunststadt in Mähren bekannt, *Matonia Wiesneri* KRASSER (Kreidefl. von Kunststadt, 1896, p. 119), in Form, Aderung und Fruktifikation der lebenden Art recht nahe stehend, obwohl ein Indusium nicht nachgewiesen ist.

<sup>1)</sup> Zusammen mit *Dipteris conjugata*; es kann sein, daß ähnliches früher in Europa der Fall war, worauf das Vorkommen von *Matonia* in der Oberkreide Mährens und von „*Dipteriphyllum*“ in gleichen Schichten von Böhmen deutet (BAYER, Arch. naturw. Durchforsch. Böhmens XI, 2, S. 73), das wohl besser zu *Hausmannia* gestellt wird.



## Ausgestorbene Gattungen.

*Laccopteris* PRESL (Fig. 25). Wedel ähnlich denen von *Matonia* gebaut, aber oft ohne die typische Zweiteilung des Wedels; Aderung fiederig oder einfachmaschig<sup>1)</sup>; Sori ohne Indusien, je einzeilig beiderseits der Mittelader; Sori und Sporangien oft zahlreicher als bei *Matonia*. Häufig vom Rhät bis zum Wealden (seltener).

Man kann zwei Gruppen unterscheiden:

1. solche mit Fiederaderung, wozu z. B. *Laccopteris elegans* PRESL, *L. Münsteri* SCHENK des Rhät-Lias gehören, und



Fig. 25. *Laccopteris Göpperti* SCHENK. Unt. Lias. Habitus; rechts eine fertile und sterile Fieder; oben Sorus; links junge Pflanze. Nach SCHENK.

2. solche mit einfacher Maschenaderung, wie *L. polypodioides* BRONGN. sp. Indes sind die Gruppen keineswegs scharf getrennt, wenn die Angabe von SEWARD über das Vorkommen von Maschenadern bei *L. „elegans PRESL“* sp. (SEWARD, fossil plants II, p. 357) richtig ist. ZEILLER wies zuerst auf die Beziehungen zwischen *Matonia* und *Laccopteris* hin, die heute allgemein anerkannt sind. Es sei hier bemerkt, daß *Thaumatopteris* eine Art Übergang zu den Dipteridinen bildet (s. oben).

*Matonidium* SCHENK umgreift *Matonia*-ähnliche Wedel namentlich in der unteren Kreide (Wealden, doch auch schon im mittleren Jura vorkommend); die Zweiteilung des Wedels wie bei *Matonia* ist kaum bemerkbar, der ganze Wedel meist kleiner; die Sori sind viel zahlreicher,

<sup>1)</sup> Alle derartigen Ausdrücke sind in dem nächsten Teil erklärt.

ihr näherer Bau allerdings unbekannt. *Matonidium Göpperti* SCHENK ist im Wealden weit verbreitet und häufig, auch im Neocom.

*Weichselia* STIEHLER. Die nähere Verwandtschaft dieses Genus, das für den Neocomsandstein (auch Weald) charakteristisch ist, ist erst neuerdings durch BOMMER klarer geworden (Bull. Soc. Roy. bot. Brüssel, 1910). Man kannte früher nur die zweimal fiederigen, dickstieligen und offenbar dickblättrigen „Wedel“ von *Pecopteris*-Habitus; die Blättchen sind mit sehr feiner Maschenaderung versehen. Der anatomische Bau des Stiels entspricht, soweit bekannt, ungefähr dem von *Matonia*, und die „Wedel“ saßen strahlig am Gipfel eines Wedelstieles, waren

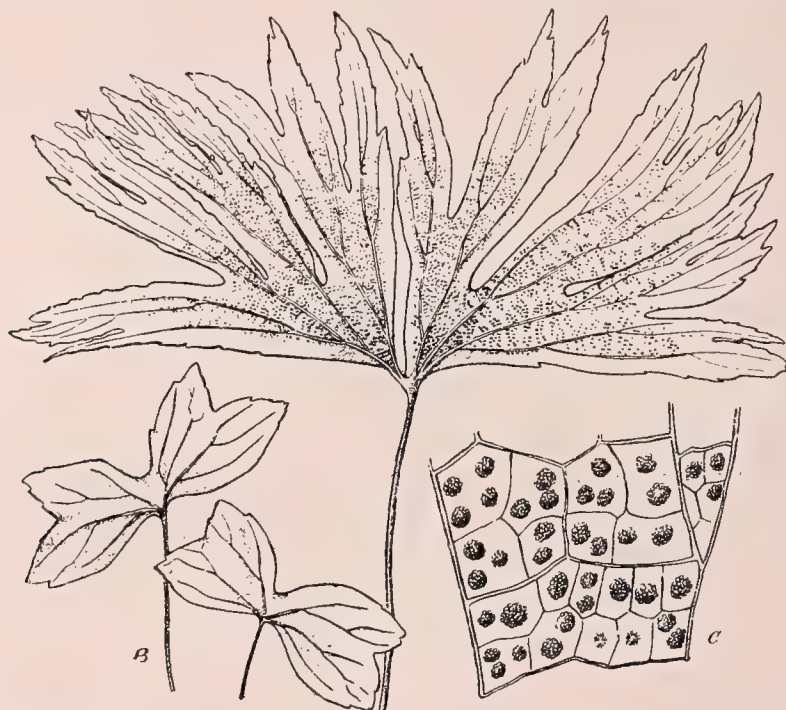


Fig. 26. *Dipteris conjugata* REINW., lebend. Habitus des Wedels von unten mit Sori. B = junge Pflanzen. C = Sori mit Aderung. Nach DIELS.

also in Wahrheit nur Wedelteile. Die Sporangien haben einen unvollständigen Ring wie bei *Matonia*. Die Pflanze dürfte ein Xerophyt gewesen sein, und ihr autochthones Vorkommen im Harzer lockeren Neocomsandstein weist vielleicht darauf, daß es eine Dünenpflanze des Strandes war (MAAS, Zeitschr. D. Geol. Ges. 1899, S. 245).

## 5. Dipteridaceen<sup>1)</sup>

Die Schicksale dieser jetzt allerdings noch zahlreicher vorhandenen Gruppe erinnern sehr an die der Matoniaceen. Auch sie war früher reichlich im Mesozoikum vertreten und sehr weit verbreitet, auch sie

<sup>1)</sup> Vergl. besonders SEWARD und DALE, Phil. Trans. Roy. Soc., London B. 194, p. 487 ff.)

hat nur noch eine einzige Gattung hinterlassen mit ungefähr 4 Arten. Wegen ihrer nackten Sori früher mit *Polypodium* vereinigt, ist sie ihrer wahren Stellung nach wesentlich durch die Fossilien erkannt worden. Es sind wie *Matonia* groß-wedelige Pflanzen mit kriechendem Rhizom, deren Spreite ebenfalls Zweiteilung aufweist, mit ungefähr radial ausstrahlenden Hauptadern, zwischen denen zusammengesetzte Maschenaderung auftritt nach Art der Dicotylen-Aderung. Daher sind fossile Reste auch für dicotyl gehalten worden. Spreite tief gelappt. Sori nackt, meist zahlreich die Unterseite bedeckend. Ring unvollständig. Verbreitung ähnlich wie *Matonia*, aber von größerer Verbreitung in der malayischen und polynesischen Flora (Fig. 26).

Wir beginnen die Besprechung der fossilen Gattungen mit den *Dipteris* am nächsten stehenden.

*Hausmannia* DUNKER. Nach Art von *Dipteris* meist zweiteilige Wedel vom Habitus der schmalblättrigen *Dipteris*-Arten mit der oben bezeichneten Aderung; Sori die Unterseite dicht bedeckend. Die Formen sind ziemlich klein. Vom oberen Jura bis zur unteren Kreide charakteristisch. Von manchen wird mit diesen, vielleicht mit Recht<sup>1)</sup>, die Gattung *Protorrhypis* ANDRAE vereinigt, runde, kleinere, ganzrandige oder gekerbte, im übrigen aber undifferenzierte Blätter bildend, die von früheren Autoren für primitive Dicotyledonen gehalten wurden. Möglicherweise gehören die Hausmannien überhaupt zur Gattung *Dipteris* selbst; ein als *Dipteriphyllum* bezeichneter Rest der oberen böhmischen Kreide (s. S. 42 Fußnote) gehört wohl auch dahin.

*Clathropteris* GÖPPERT. Wedel von *Dipteris*-Habitus und Aderung, aber nicht symmetrisch zweiteilig; Segmente am Rande gebuchtet-zähnelig, nicht differenziert wie bei *Dictyophyllum*. Sori wie bei *Dipteris*. Als Rhizom dazu ist *Rhizomopteris cruciata* anzusehen (NATHORST, Kungl. Sv. Vet. Ak. Handl. 41, No. 2, 1906). Es ist anscheinend im allgemeinen (mit Ausnahme der Stücke im Lunzer Keuper) nur eine Art vorhanden, *Cl. platyphylla* GÖPPERT, die vom Rhät bis zum mittl. Jura eine weltweite Verbreitung hatte. Die Gattung beginnt indes (? stellenweise) schon etwas früher, wie in den LunzerSchiefern in Niederösterreich (Fig. 27) und in ähnlichen Schichten Nordamerikas, ähnlich wie *Dictyophyllum* im Basler Keuper (mittl. Keuper).

*Dictyophyllum* LINDLEY und HUTTON. Wedel stets typisch zweiteilig, die Gabelstücke z. T. kurz, z. T. lang, dann mit vielen Fiedern besetzt, diese spiralig nach außen gedreht (Fig. 28). Fiedern lang, durch mehr oder weniger tiefe Zerteilung noch einmal gefiedert, mit dicker Mittelader und *Dipteris*-Aderung; Sori ebenfalls wie bei dieser, aber Spo-

<sup>1)</sup> Vergl. besonders ZEILLER, Revue génér. Botanique, IX, 1897, T. 21 und Text; er hält das Laub für dimorph nach Art der Drynarien.

rangien viel größer und weniger zahlreich im Sorus. Rhizome kriechend wie bei *Clathropteris* und ähnlich wie bei dieser. Im Rhät-Jura in vielen Arten häufig und sehr verbreitet, aber auch schon im mittleren Keuper (Basel) und noch im Wealden. Eine der eigenartigsten fossilen Pflanzen des Mesozoikums, der sich gewissermaßen als Extrem — was die spiralige Drehung der Gabeläste des Wedels angeht — anschließt:

*Camptopteris* PRESL (em. NATHORST), deren nähere Kenntniss wie großenteils die von *Dictyophyllum* wir NATHORST verdanken (s. besonders Kgl. Svensk. Vet. Ak. Handl. B. 41, 5, 1906), mit der wichtigsten Art *C. spiralis* NATH. (Fig. 29). Der Wedel ist wie bei *Dictyo-*



Fig. 27. *Clathropteris* sp., aus dem mittleren Keuper von Lunz (Nied.-österr. Alpen).  
 $\frac{1}{2}$  nat. Gr., oben rechts Aderung in  $\frac{3}{1}$ .

*phyllum* zweiteilig, aber die Drehung der beiden Gabeläste ist in viel stärkerem Grade (mehrmals um sich selbst) ausgeprägt, wodurch *C.* habituell eine der merkwürdigsten Pflanzen ist, die je gelebt haben. Die Sori sind ähnlich wie bei *Dictyophyllum*, die Blattform ist etwas abweichend, auffällig schmal und offenbar lederig-fest. Mit Unrecht ist diese merkwürdige Pflanze in den meisten Handbüchern unberücksichtigt geblieben. Im Lunzer Keuper (s. unter *Clathropteris*) findet sich ein Vorläufer mit ganzrandigen Fiedern. *C. spiralis* stammt aus dem Rhät Schonens. Rhizome wohl ähnlich denen anderer Dipteridinen.

*Thaumatopteris* GÖPPERT (verändert NATH.). Die Gattung wird von mehreren Autoren mit *Dictyophyllum* vereinigt, ist aber besser in dem Sinne von NATHORST aufrecht zu erhalten, wobei die ursprüngliche Charakter-Art *Th. Münsteri* GÖPP. allerdings zu *Dictyophyllum* wandert. *Thaumatopteris* umfaßt darnach Wedel ganz von *Laccopteris*-Habitus

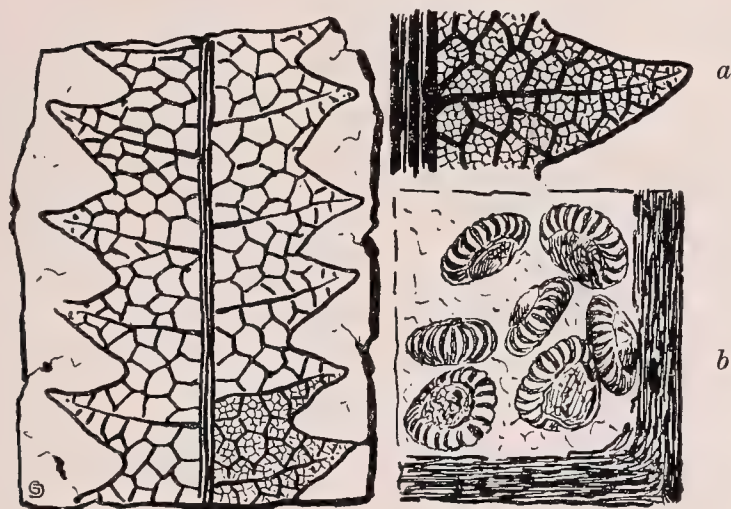
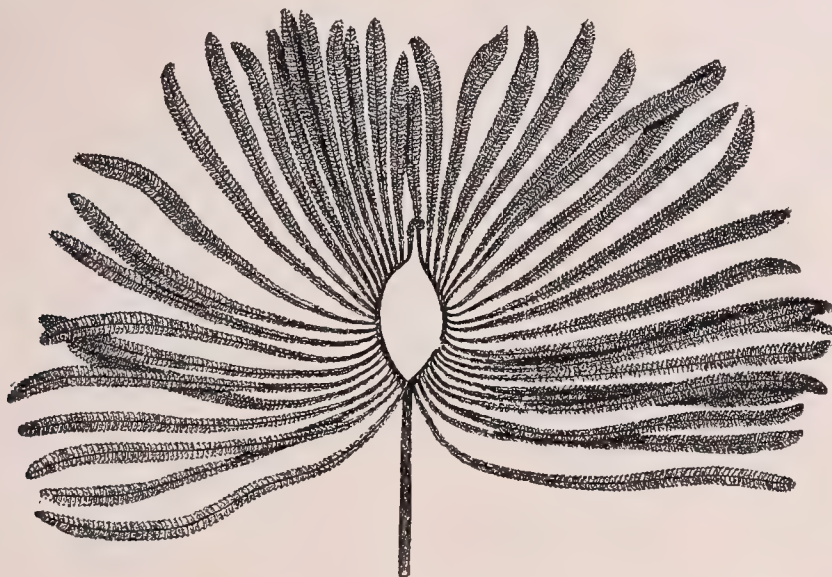


Fig. 28. *Dictyophyllum exile* BRAUNS sp. Rhät.  
Oben: Rekonst., verkl. Unten: Blatteil mit Aderung.  $\frac{1}{1}$ .  
*a* = Fieder in  $\frac{2}{1}$ . *b* = Sorus in  $\frac{20}{1}$ . Nach NATHORST.

(Wedel also nicht wie bei andern Dictyophyllen zweiteilig!), aber mit z. T. gekerbten Fiedern; die Aderung ist ein Mittelding zwischen den maschig-geaderten *Laccopteris*-Arten und der von *Dictyophyllum*, die Sorus-Verteilung aber die von *Dictyophyllum*; Rhizome ähnlich denen von anderen Dipteridinen. Die Gattung kommt bisher im (Rhät?) Lias vor und ist wegen der zwischen *Laccopteris* und *Dictyophyllum* vermittelnden Stellung interessant.

Schlußwort zu der Matoniaceen-Dipteridaceen-Gruppe. — Daß die hierher gehörigen Fossilien nahe Beziehungen zwischen diesen beiden früher vollständig separierten Gruppen aufgedeckt haben, wurde schon mehrfach im vorigen hervorgehoben. Es ergibt sich auch, was für eine große Bedeutung diesen Farnen in der gesamten mesozoischen Flora zukam; die meisten Typen hatten, z. T. sogar als Art, eine weltweite Verbreitung fast über den ganzen Erdkreis. Die Verbreitung war

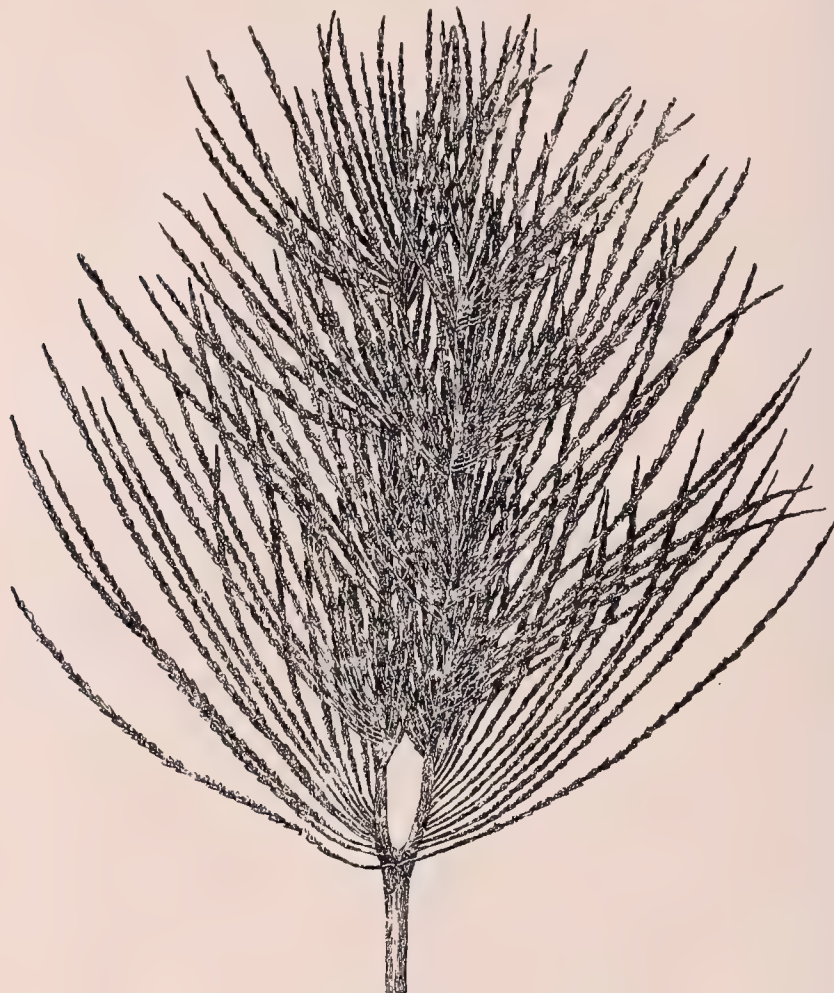


Fig. 29. *Camptopteris spiralis* NATH. Rekonstr. nach NATHORST.  
Rhät von Schonen.

aber doch nicht universell, vielmehr haben in gewissen Gondwana-Gebieten, wie in Ostindien (auch Südafrika) sowohl Matoniaceen wie Dipteridinen vollständig gefehlt; ebensowenig ist eine Spur davon bisher in den Jura-Floren der Amurländer gefunden worden, was um so merkwürdiger ist, als im südlichen Ostasien (Tonkin, China), in Japan und im westlichen und mittleren Asien wie bei uns sie ganz gewöhnlich waren. In anderen Gondwana-Bezirken fehlten sie dagegen wenigstens zum Teil nicht. Es liegt da ein pflanzengeographisches Problem vor, das an ein ähnliches bei den mesozoischen Ginkgoaceen erinnert

(s. dort). Es ist weiter sehr auffallend, daß man in einer so umfassenden Zusammenstellung über Jura- und subcretacische Floren wie in WARD (mit FONTAINE, BIBBINS, WIELAND, Status mesozoic floras of the U. St. 1905) von Dipteridinen überhaupt außer einem kaum bestimm- baren „*Hausmannia*“-Rest nichts findet, von Matoniaceen nur einige als *Matonidium* angesprochene Fetzen (T. 65, fig. 22, 23), die nichts beweisen; dagegen sind von FONTAINE (Older mesozoic flora of Virginia, 1883) mehrere *Clathropteris*-Stücke abgebildet worden, aus einer Flora, die, wie ZEILLER nachwies, dem Lunz-Baseler Keuper gleichzustellen ist (nicht dem Rhät, wie FONTAINE wollte). Es kann also von diesen Gruppen auch dort nicht viel dagewesen sein; man muß aber vorsichtig sein, da anfänglich ein ähnliches Verhältnis im antarktischen Jura vor- handen zu sein schien, wo indes HALLE noch zuguterletzt ein Stückchen *Dictyophyllum* fand.

## 6. Osmundaceae

Große, büschelförmig wachsende Farne; Sporangien mit einer Art rudimentären „Rings“ in Form einer kleinen dickwandigen Zellgruppe seitwärts des Scheitels, an dem das Sporangium mit einem Riß aufspringt (Fig. 30). Sori auf be- sondere Wedelteile be- schränkt (*Osmunda*), die ganz zu Sporophyllen um- gewandelt sind oder (*To- dea*, *Leptopteris*) auf der Unterseite normaler Fie- dern. Anatomisch sind die Osmundaceen leicht durch die halbmondför- migen Blattbündel zu er- kennen, die nach innen offen sind. — Da sowohl sichere Blattreste, Spo- rangien wie Stämme be- kannt sind, besprechen wir die Stämme gleich hier mit.

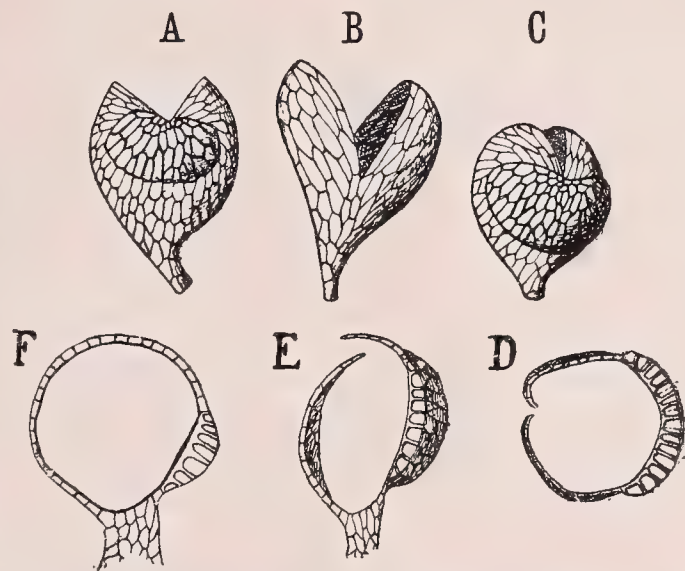


Fig. 30. Sporangien von *Osmunda regalis* L. <sup>35</sup>/<sub>1</sub>.  
A—C = Außenansicht; D = Querschnitt; E, F =  
Längsschnitt. Nach ZEILLER.

1. *Osmunda* L. Die lebende Gattung ist mehrfach im Tertiär fossil angegeben worden; am besten scheint noch die vom Eocän bis ins Miocän vorkommende *Osmunda lignitum* GIEBEL sp. begründet, die ganz der lebenden *O. javanica* gleicht (vgl. GARDNER und ETTINGS- HAUSEN, Brit. eocene flora I, p. 49ff.); in Ungarn kommen in den

gleichen Schichten die als *Osmundites schemnitzensis* unten behandelten Stämme vor, von denen man sonst nicht sagen kann, ob eine *Osmunda*- oder etwa eine *Todea*-Art vorliegt.

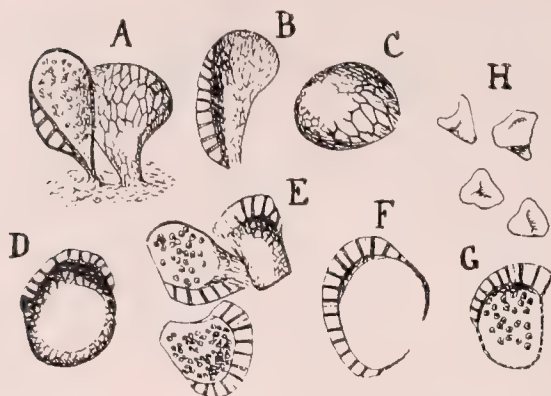


Fig. 31. A—G = Osmundaceen-ähnliche Sporangien ( $35/1$ ); H = Sporen daraus ( $150/1$ ). Permocarbone von Autun. Nach ZEILLER.

2. *Todea* WILLD. und *Todites* SEWARD. Im Jura besonders kommen häufig pecopteridische Farne vor, die früher als *Pecopteris*, *Asplenium*, *Asplenites* usw. bezeichnet wurden, bei denen man auf Grund des Sporangienbaus die Zugehörigkeit zu den Osmundaceen und zwar nach dem ganzen Verhalten zu *Todea* erkannt hat (RACIBORSKI, Flora Kopalna 1894; ZEILLER, Flore fossile Tonkin 1902/3, p. 38 ff.); RACIBORSKI und ZEILLER vereinigen daher Arten wie *Todites Williamsoni* SEW., *T. Roesserti* PRESL sp. einfach mit *Todea* selber.

In der Tat ist die Übereinstimmung sehr groß, man neigt aber bei den meisten Palaeobotanikern,

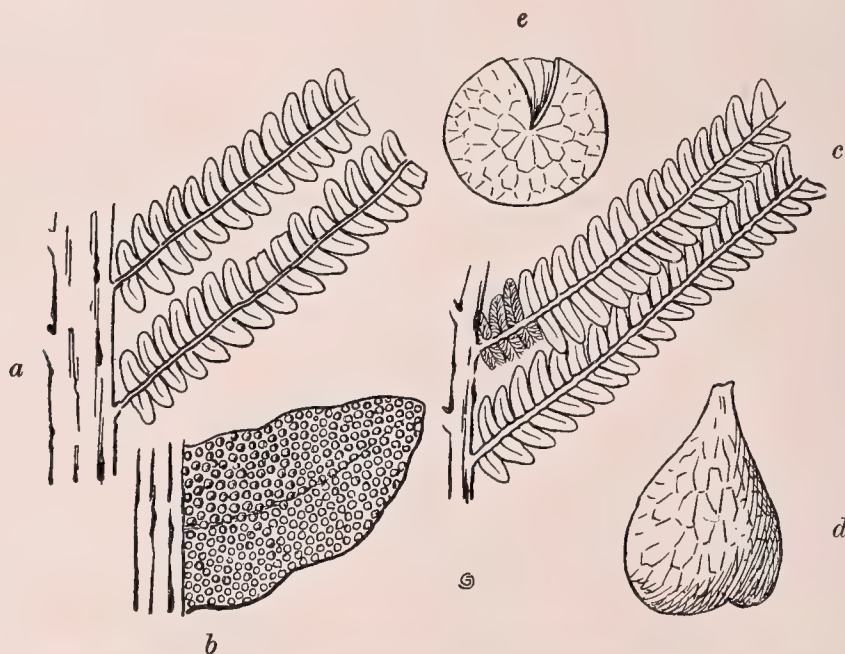


Fig. 32. *Todites (Cladophlebis) Williamsoni* BRONGN. sp. a, b = fertiler Wedel (b vergr.); c = steriler Wedel. Mittl. Jura, Yorkshire. d, e = Sporangien von derselben Art, unt. Jura von Galizien. a—c nach SEWARD, d, e nach RACIBORSKI.

weil noch gewisse Differenzen bemerkbar sind, dazu, lieber das weniger engagierende Genus *Todites* zu nehmen (vgl. z. B. GOTHAN, Unterliassische Flora von Nürnberg 1914, S. 98). Ein guter Teil der zur Sammel-



gattung *Cladophlebis* gebrachten Reste gehört zu *Todites*, so z. B. auch wohl die weit verbreitete *Cl. denticulata* BRONGN. des Jura, die eine ganz ähnliche Sporangienanordnung zeigt wie *Todea* (*Cladotheca* HALLE, Ark. f. Bot. 10, Nr. 15, 1911). Bei den *Todites*-Arten sind sterile und fertile Wedel meist etwas verschieden (Fig. 32), was bei *Todea* nicht so ist. *Todites* ist vom Rhät bis zum mittleren Jura bekannt und stellenweise gemein. *Todea* kommt heute nur in Südafrika und im neuseeländisch-australischen Florengebiet vor, ist also ein uralter, im Aussterben begriffener Typus. Die von STUR aus dem Culm angegebene

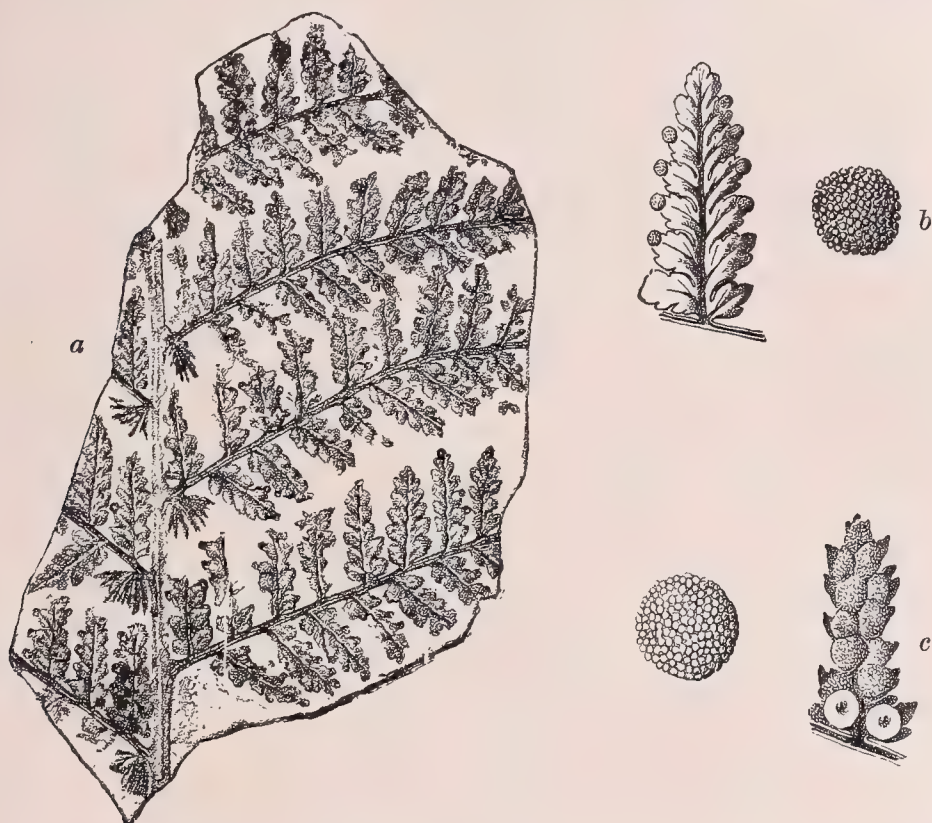


Fig. 33. *a, b* = *Discopteris Karwinensis* STUR, aus dem Prod. Karbon Oberschlesiens. *b* = Fieder und Sorus, vergr.; *c* = *Discopteris Schumanni* STUR (unten zwei Sori abgefallen). Desgl. Niederschlesien. *b, c* nach STUR. Vielleicht mit *Osmundac.* verwandt.

*T. Lipoldi* hat mit *Todea* nichts zu tun (= *Calymmotheca bifida* L. u. H. sp., s. diese). Dennoch war die Familie im Palaeozoikum schon, wenn auch in abweichenden Typen vorhanden; hierfür sprechen einmal Funde von Einzelsporangien, die schon im Culm von Esnost bei Autun angegeben werden (*Todeopsis* RENAULT), ferner im Permocarbon daselbst (Fig. 31); vielleicht gehören auch die carbonischen Gattungen *Kidstonia* ZEILLER (Héraclée, 1899, S. 21) und *Discopteris* STUR in diese Verwandtschaft (Schatzl. Farne, 1885, S. 140; vgl. jedoch besonders ZEILLER, Blanzky und Creuzot, 1906, S. 10). Bei den Sporangien beider hat ZEILLER eine Art Ringrudiment bekannt gemacht, wie es sich bei

Osmundaceen findet. *Discopteris* wurde sonst bisher als Marattiacee angesehen (s. dort); auch die äußeren Eigenschaften des Wedels von *Discopteris* und *Kidstonia* (aphleboide Fiedern) lassen eine Verwandtschaft beider möglich erscheinen. *Discopteris* STUR hat halbkugelige Sori mit zahlreichen rundlichen Sporangien (Fig. 33); *Kidstonia* hat fein zerschlitzte Blättchen, die fertilen sind stark reduziert, an jedem Lappen sitzt ein Sporangium. —

Schließlich sind von besonderer Wichtigkeit die neuerdings von KIDSTON und GWYNNE-VAUGHAN systematisch bearbeiteten verkieselten Osmundaceenstämme (Transact. Roy. Soc. Edinburg, Bd. 45, 1907, p. 759 ff., 46, 1908, p. 213 ff. usw.; ferner die kritische Zusammenstellung von P. BERTRAND, Progress. rei bot. 1911, p. 189—214). Wir beginnen mit den jüngsten Stämmen, von denen wir oben bereits *Osmundites schemnitzensis* PETTKO sp. nannten. Als *Osmundites* bezeichnet man die fossilen Farnstämme bzw. Rhizome, die anatomisch mit *Osmunda* oder *Todea*-Stämmen im Prinzip übereinstimmen. Man bemerkt ein parenchymatisches Mark, darum den Xylemring, ein von Blattlücken durchbrochenes zylindrisches Netzwerk bildend; an dessen Lücken treten die Blattspuren aus, oberhalb deren sich die Blattlücken (foliar gaps, brèches foliaires) wieder schließen. Die Blattspuren zeigen bei *Osmundites* fast gleich nach ihrer Loslösung von dem Zentralxylem (Ersatzstrang) die charakteristische Halbmondform angedeutet, die sich nach außen dann bald in die typische Form umwandelt (Fig. 34). Eine Art der unteren Kreide Kanadas (*O. skidegatensis* PENHALLOW) zeigt 50 und mehr Unterbrechungen des Xylemzylinders, während die oben genannte tertiäre Art sich den lebenden anschließt. Bei einer Wealden-Art aus Süd-Afrika (*O. Kolbei* SEW.) zeigen sich im Mark Hydroiden als Rest der soliden Zentralstele der älteren gleich zu erwähnenden Typen. Neuerdings wird allerdings (SINNOTT, Ann. of Bot. XXVIII, 1914, p. 478) die Richtigkeit der Deutung dieser „Markhydroiden“ bestritten (eingedrungene Wurzeln?). Ähnlich soll *O. Dunlopi* aus dem Jura Neu-Seelands gebaut sein, der in Gemeinschaft mit *Cladophlebis denticulata* (s. oben) gefunden wurde; ähnlich kommt auch die Wealden-Art mit *Cladophlebis*-Resten vor. Bei *O. Dunlopi* ist übrigens das Xylem noch ein fast lückenlos zusammenhängender Ring, also fast ohne Blattlücken (leaf-gaps). Von den älteren Formen seien erwähnt als die wichtigsten *Thamnopteris* (Fig. 34) und *Zallesskya*, beide aus permischen Schichten Rußlands stammend. Sie unterscheiden sich besonders durch den Besitz einer (marklosen) Zentralstele, die zwei durch die verschiedene Größe der Zellen gesonderte Hydromteile zeigt (innen die weiteren Zellen). Die Blattspuren zeigen im späteren Stadium durchaus den Charakter von Osmundaceen, verhalten sich aber beim Abgang zunächst verschieden davon. Bei *Thamnopteris* sind die Blatt-

spuren zunächst kreisförmig bis elliptisch mit zentralem Protohydrom, während dieses bei *Zaleskya* gleich exzentrisch (nach der Achse zu) liegt. Das Protoxylem wandert dann an den Innenrand unter Auftreten eines Parenchyms, Vermehrung der Protoxylem-Gruppen und allmählicher, langsamer Ausbildung der normalen Endform der Blattbündel (Fig. 34).

Die anatomischen Verhältnisse gerade der fossilen Osmundaceen haben eine heftige Kontroverse hervorgerufen, was die Markbildung bei diesen Stämmen anbetrifft. Während KIDSTON und GWYNNE-VAUGHAN auf Grund ihrer Befunde — und offenbar mit Recht — behaupten, daß die „Medullation“ durch Umwandlung des inneren Teils des ursprüng-

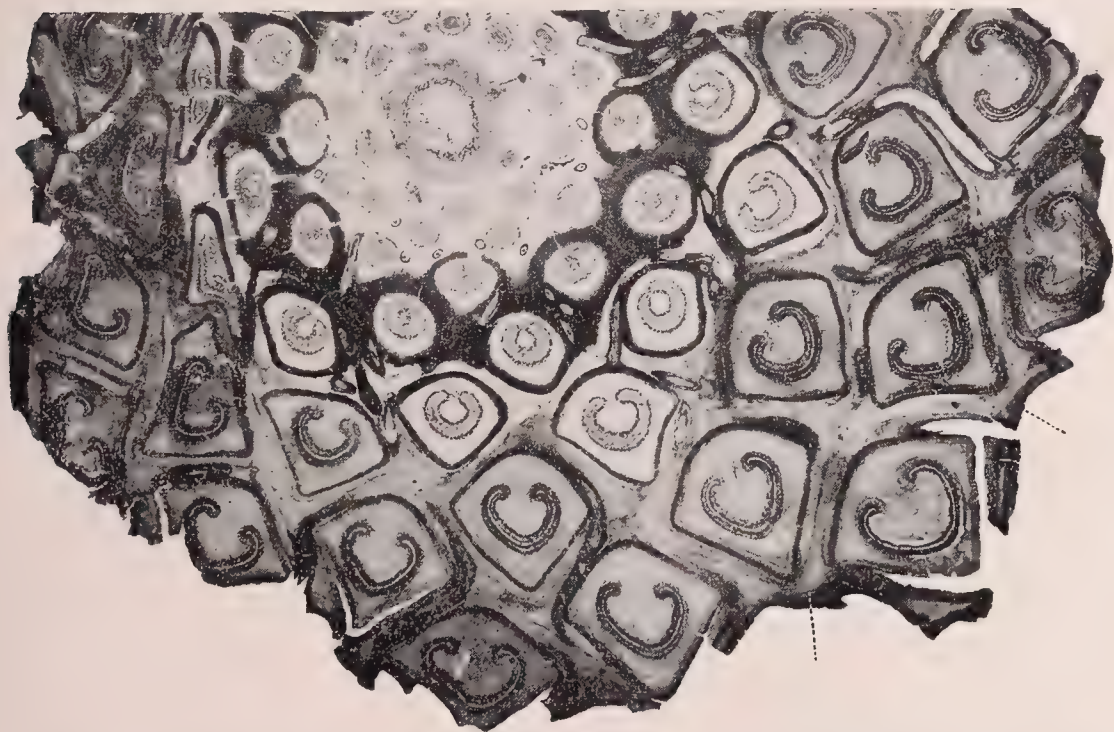


Fig. 34. *Thamnopteris Schlechtendali* EICHW. sp. Querschnitt des Stammes mit den umgebenden Blattstielquerschnitten. Perm von Rußland (Orenburg). Etwas verkl.  
Nach KIDSTON und GWYNNE-VAUGHAN.

lich massiven Xylems entstanden sei, wobei besonders das Vorkommen eines „gemischten Marks“ (mit Hydroiden) bei *Osmundites Kolbei* herangezogen wird, behauptet die JEFFREYSche Schule auch für die Osmundaceen den kortikalen Ursprung des Marks, d. h. die Einwanderung von Rindengewebe in das Innere der Stele (durch die Blattlücken), obwohl Formen mit Mark wie *O. Dunlopi* nur kleine Blattlücken haben. Die JEFFREYSche Schule nimmt weiterhin das Vorhandensein von größeren „leaf-gaps“ in Übereinstimmung mit ihrer Medullationshypothese sowie eine Siphonostele (Xylem mit Mark) als primitiv an. Daß beides sich mit den Tatsachen nicht deckt, sehen wir aus den Fossilien; sehr inter-

essant ist noch, daß GWYNNE-VAUGHAN (Ann. Bot. XXV, 1911, S. 525 ff.) an Keimlingen von *Osmunda* nachweisen konnte, daß das Xylem von *Osmunda* zu allererst eine solide Stele darstellt, keine „leaf-gaps“ besitzt und in den ersten Blattspuren endarches Xylem zeigt wie *Thamnopteris* und *Zalesskya*, Erscheinungen, die sich mit Rücksicht auf die Fossilien als Atavismen verstehen lassen. Ferner hat derselbe Autor neuerdings bei einem normalen, anscheinend verwundeten Stamm von *Osmunda regalis* Tracheiden im Mark (also „mixed pith“) gefunden, was im Hinblick auf das Obige ebenfalls eine zwanglose Deutung als Atavismus findet (Ann. Bot. XXVIII, 1914, S. 351).

Ähnliche Medullationsverhältnisse scheinen bei den Zygoterideen stattgehabt zu haben, bei denen es zwar nicht zur Ausbildung eines rein parenchymatischen Marks, aber doch eines „gemischten Marks“ bei einigen Typen gekommen ist (bei *Metaclepsydropsis duplex* und *Ankyropteris corrugata*; s. diese).

## 7. Schizaeaceae

Sporangien einzelnstehend (wie bei Osmundaceen, monangisch), mit einer scheidelständigen Kappe als Ring (Fig. 35), sich durch Längsriß öffnend. Äußerlich sehr verschiedene Formen, meist in den Tropen und Subtropen. Von lebenden Formen ist die mit kletternden (schlingenden) Wedelstielen versehene Gattung *Lygodium* (meist tropisch, eine Art im gemäßigten Nordamerika sowie Japan und China) fossil seit der Kreide bekannt; im Tertiär ist besonders *Lygodium Kaulfussi* HEER seit dem Eocän bis zum Miocän verbreitet, auch fertile Reste sind bekannt



Fig. 35. Sporangien von *Schizaea trilobata* SCHK., lebend. <sup>25</sup>/<sub>1</sub>. Nach ZEILLER.

(GARDNER-ETTINGSHAUSEN, Brit. eocene flora, T. 10, Fig. 11; durch HEER auch von Öningen); die Blätter sind wegen ihrer charakteristischen Form auch steril unverkennbar. Was fossil als *Aneimites* angegeben wird (nach *Aneimia*, einer anderen Schizaeaceengattung), hat mit Schizaeaceen gar nichts zu tun.

Fossil sind Schizaeaceen außerdem in einer Reihe von ausgestorbenen Gattungen bekannt, die von dem früheren Formenreichtum der Familie zeugen, der sich wohl noch weiter vermehren wird.

*Senftenbergia* CORDA (Fig. 36 a, b), eine bei einigen *Pecopteris*-Arten des Carbons bereits vorkommende Fruktifikation (namentlich *P. pennaeformis* BRONGN.), trägt so sehr den Charakter der Schizaeaceen-Sporangien, daß man sie wohl kaum anderswo unterbringen kann; der Ring ist übrigens nicht so scharf abgesetzt, wie die Figur zeigt. An *Senftenbergia* kann man zunächst anschließen:

*Klukia* RACIBORSKI (Fig. 36 c), die fertile Form von der *Pecopteris exilis* PHILL. des Jura, die keine andere Interpretation gestattet denn als Schizaeacee; im Wealden kommen noch einige ähnliche Pecopteriden vor, die jetzt gewöhnlich als *Cladophlebis* bezeichnet werden, wie *Cl. Albertsi* und *Browniana*, die möglicherweise auch in diese Gegend gehören.

*Norimbergia* GOTHAN. Bei der schon lange bekannten „*Sphenopteris*“ *Brauni* GÖPPERT (Gatt. fossiler Pflanzen, L. 3, 4, T. 10, Fig. 1, 2) hat man Schizaeaceensporangien nachgewiesen, an besonderen Fiedern, den fertilen *Lygodium*-Fiedern ähnlich (GOTHAN, Unterliass. Flora Umg. v. Nürnberg, 1914, S. 107 ff.). Es war ein kleiner Bodenfarn.

*Schizaeopsis* BERRY (Maryland Geol. Survey, Low. Cretac. 1911, p. 216) gehört, obwohl die Sporangienstruktur nicht näher bekannt ist, wohl auch hierher; es sind große, handförmig zerteilte Blätter vom Habitus von *Schizaea*-Arten mit Sporangien-tragenden Endzipfeln, deren

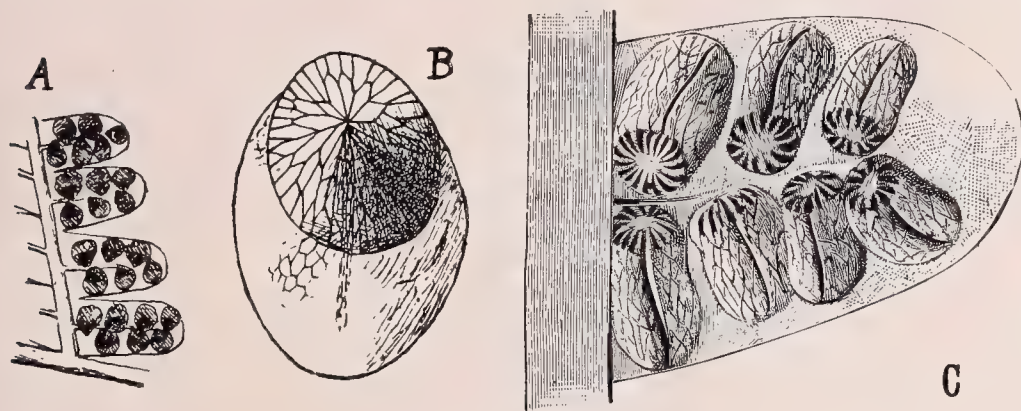


Fig. 36. Fossile Schizaeaceen. A und B = *Senftenbergia pennaeformis* BRONGN. sp. Oberkarbon von Radnitz (Böhmen). A in  $\frac{4}{1}$ , B in  $\frac{35}{1}$ . Nach ZEILLER. — C = *Klukia exilis* RACIBORSKI. Unter. Jura von Galizien.  $\frac{20}{1}$ . Nach RACIBORSKI.

Sporen denen von *Aneimia* ähneln. Die Stücke waren früher als Ginkgo-phyten (*Baiera*) angesehen worden. Untere Kreide von Virginia (N.-A.).

Aus der oberen Kreide von Japan sind von STOPES (Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 201, 1910, S. 6) versteinerte Schizaeaceensporangien (*Schizaeopteris*) bekannt gemacht worden, jedoch ist über die Pflanze selbst nichts Näheres bekannt. Von SEWARD werden auch die als *Ruffordia Goeperti* DUNK. sp. bezeichneten *Sphenopteris*-Reste des Weald, allerdings mit Reserve, auf Grund äußerer Ähnlichkeiten mit Aneimien, hierher gebracht. Auf jeden Fall erkennt man die verhältnismäßig reiche Entwicklung der Gruppe im Mesozoikum, und wir werden zweifellos noch weitere Farne dieser Schichten sich als Schizaeaceen entlarven sehen.

## 8. Gleicheniaceae

Wedel meist wiederholt-gabelig-geteilt bis dichotom fächerförmig, mit gefiederten Teilen und einer knospenförmigen, entwicklungsfähigen

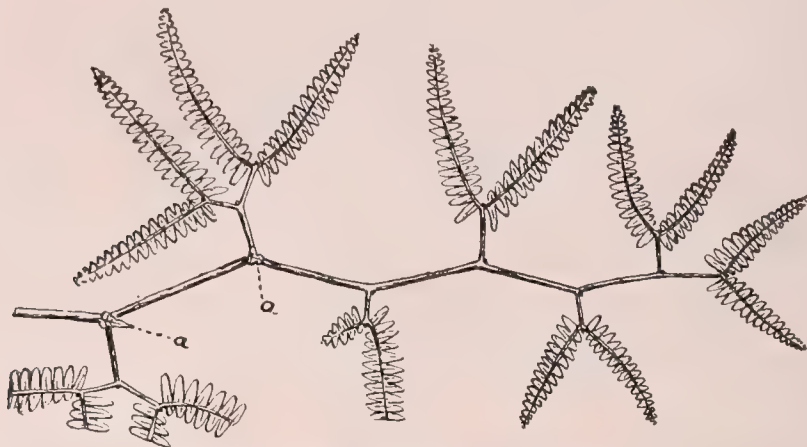


Fig. 37. Wedelstück von *Mertensia glaucescens* WILLD. in  $\frac{1}{5}$ .  
a apleboide Bildungen. (Nach ZEILLER).

Blattanlage in den Gabelwinkeln (Fig. 37). Sporangien nur zu zwei bis vier (Fig. 38 a, b), selten mehr (Fig. 40). Ring vollständig, horizontal oder schief; die Sporangien mit Längsriß aufspringend (Fig. 38 b



Fig. 38. *Gleichenia*. — A Teil des Wedels mit Sori, B = ein Sorus (4 Sporangien) vergr. (Aus WARMING.)

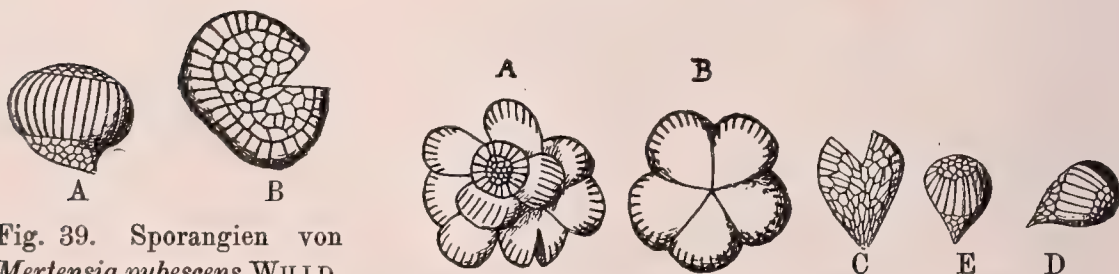


Fig. 39. Sporangien von *Mertensia pubescens* WILLD. in  $\frac{85}{1}$ . (Nach ZEILLER). A von der Seite, B von oben (geöffnet) gesehen.

Fig. 40. *Mertensia dichotoma* WILLD. in  $\frac{85}{1}$ . (Nach ZEILLER). A und B 2 Sori; C, D und E einzelne Sporangien.

und 39). Meist tropische, kletternde, oft Dickichte bildende, z. T. 6 m lange Farne.

*Gleichenia*, von vielen als die einzige Gattung der Familie betrachtet, aber doch in verschiedene z. T. gut charakterisierte Untergattungen zerfallend, ist im fossilen Zustand reichlich bekannt. Namentlich in der Unterkreide sind z. B. von HEER (Flora foss. arct. III, 2, 1874) und anderen (VELENOFSKY aus Böhmen) in Menge Gleichenien bekannt gemacht worden; aber auch in tieferen Schichten war die Gattung schon vorhanden, z. B. im Lias (*Gleichenia Rostafinskii* RACIBORSKY, Flora kopalna 1894); auch *Gleichenites elegans* ZIGNO, obwohl nur steril bekannt, ist kaum zweifelhaft. *Gleichenia gracilis* LEUTHARDT (Mittl. Keuper von Basel) dürfte auf Grund der Sori eine *Gleichenia* sein.



Fig. 41. *a* Gleicheniaceenähnliche Sporangien aus den Kieseln von Autun (Perm)  $^{85}/_1$  (nach ZEILLER). *b* *Oligocarpia Gutbieri* GÖPP. Sori in  $^{30}/_1$  bzw.  $^{60}/_1$ . *c* *Oligocarpia lindsaeoides* (ETT.) STUR. Sori in  $^{30}/_1$  bzw.  $^{60}/_1$ . (*b* u. *c* nach STUR.)

Unter dem Namen *Gleichenites* pflegt man jetzt Farnreste zu bezeichnen, die man aus irgend einem Grunde für verwandt mit Gleicheniaceen halten muß oder möchte, wie solche z. B. im Weald und oberen Jura vorkommen; der alte Umfang von *Gleichenites* im Sinne GÖPPERTS ist allerdings ein Unding.

Von noch älteren Resten, die mit Gleicheniaceen in Verbindung gebracht wurden, sind zunächst die

*Mertensides*-Arten (nach *Mertensia*, Untergattung von *Gleichenia*, Fig. 39, 40) zu nennen, die FONTAINE (older mesoz. Flora Virg. 1883, S. 35 ff.) ohne ersichtlichen Grund hierhergezogen hat, da die Gleichenienverzweigung nicht nachgewiesen (wohl kaum vorhanden) und der

Sorus ungenügend bekannt ist. Gleicheniaceenähnliche Sporangien sind übrigens schon im Perm von Autun (Fig. 41a) durch ZEILLER bekannt gemacht worden, und dieser Autor bringt auch die karbonische Gattung *Oligocarpia* STUR (Fig. 41b, c, 42) mit Gleicheniaceen in Verbindung. Es ist dies jedoch nur mit Einschränkung möglich; ZEILLER hat zwar an einer *Mertensia* Sori mit zahlreicheren Sporangien (mit äquatorialem Ring) gefunden, die denen von *Oligocarpia* recht ähneln, und Formen wie *O. Brongniarti* STUR zeigen auch aphleboide Stipeln wie manche Gleichenien, indes sind die *Oligocarpien* bisher nur rein fiederig verzweigt bekannt, und dies hindert eine genauere Vergleichung sehr. Einige Sektionen von *Gleichenia* mit unverzweigten (einfach fiederigen) Wedeln können hier als offenbar reduzierte Formen kaum ins Feld geführt werden. Auf der anderen Seite befriedigt allerdings eine Unterbringung von *Oligocarpia* bei den Marattiaceen auch nicht.

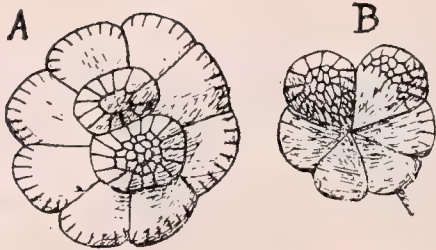


Fig. 42. *Oligocarpia Brongniarti* STUR. 2 Sori in  $\frac{35}{1}$  (nach ZEILLER).  
Vergl. Fig. 40 A.



Fig. 43. *Diplotmema subgeniculatum* STUR. Liegendzug des Niederschles. Beckens. Mit „Knospe“ an der Gabelung. (Nach STUR.)

Die paläozoischen *Diplotmema*-Arten, die man wohl öfter mit Gleicheniaceen in Verbindung gebracht hat, haben mit diesen nichts zu tun, schon da sie nach neueren Ansichten allermeist gar keine Farne sind; *D. subgeniculatum* STUR (Fig. 43) mit einer „Knospe“ im Gabelwinkel ist ein so isolierter Fund, daß man wohl eine Mißdeutung durch STUR annehmen kann, der in der „Knospe“ übrigens eine Fruktifikation sah. Man kann das Gebilde vielleicht mit den von HUTH bei *Mariopteris* (HUTH, Fossile Gattung *Mariopteris*, 1912, S. 14) gefundenen „Bulbillen“ vergleichen.

## II. Marattiales

Große Farne, mit knolligem Rhizom, meist gefiederten oder gefingerten Blättern, mit zwei Nebenblättern am Grunde. Sporangienkapseln ohne Ring (selten dieser rudimentär), meist zu länglichen oder



runden Gruppen seitwärts verwachsen (Synangien), seltener frei (*Angiopteris*). Öffnen sich durch Schlitze oder Poren oberwärts (Fig. 44, 45). Die Familie zählt heute nur 4 (5) Gattungen mit wenig Arten in den Tropen und Subtropen, hatte aber im Paläozoikum eine außerordentliche Bedeutung. Betrachten wir zunächst die direkten Verwandten der heutigen Gattungen.

### Einzig Familie: Marattiaceae

Von den wenigen lebenden *Marattiales*-Gattungen ist mit Sicherheit keine fossil bekannt; von ZEILLER ist im Tertiär von Tonkin, also im heutigen Verbreitungsgebiet von *Angiopteris*, ein mindestens sehr *Angiopteris*-ähnlicher Farn bekannt gemacht worden (Flore foss. Tonkin, 1906, t. 51, 1). Sonst



Fig. 44. Sorilebender Marattiaceen. a u. b *Angiopteris*. a Sori, b Sporangien in  $\frac{35}{1}$ . (b nach ZEILLER, a nach WARMING.)

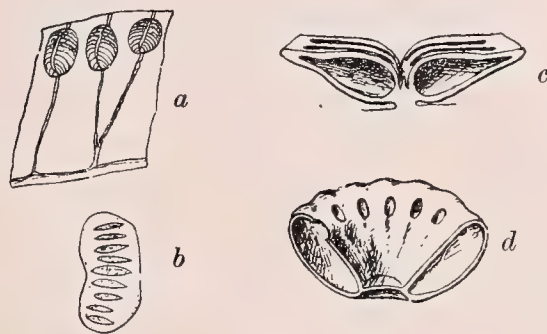


Fig. 45. Wie Fig. 44. a—b *Marattia*. a 3 Sori, b mit Längsrissen aufgesprungene Sporangien eines halben Sorus. c Sorus quer zur Länge durchschnitten. d Sorus von *Kaulfussia*, senkrecht durchschnitten. (Nach WARMING, HOOKER u. BAKER.)

sind aus dem Mesozoikum sehr *Marattia* und *Danaea* ähnliche Reste bekannt.

*Marattiopsis* SCHIMPER. Blatt einmal fiederig, in der Aderung mit *Taeniopteris* übereinstimmend; Synangien (Sori) wie diejenigen von *Marattia* gebaut (kahnförmig, sich mit zwei Klappen öffnend) und angeheftet, öfters von ziemlicher Länge. Die Blätter wurden früher als *Taeniopteris* bezeichnet, an die die Einzelfiedern erinnern. Es gehören jedoch die eigentlichen, ungefiederten *Taeniopteris*-Arten zweifellos zu den Cycadophyten. Die Verwandtschaft der hier gemeinten im (Keuper) Rhät-Jura vorkommenden Reste mit *Marattia* ist so eng, daß manche Autoren wie ZEILLER sie direkt mit der Gattung vereinigen. Es dürfte aber geratener sein, die SCHIMPERsche vorsichtigere Bezeichnung anzunehmen. *Marattiopsis Münsteri* SCHENK sp. weit verbreitet im (Rhät-) Lias; kleinere Formen bis zum oberen Jura.

*Danaeopsis* HEER (Fig. 46). Fiedern ebenfalls *Taeniopteris*-artig, aber mit herablaufender Basis. Synangien ähnlich denen von *Danaea* (den Adern der ganzen Länge nach ansitzende Synangien, die sich durch zahlreiche Poren, den Sporangien entsprechend, öffnen), doch läßt sich bisher eine völlige Identität mit *Danaea* noch nicht nachweisen. Am besten ist *Danaea microphylla* RACIBORSKI erhalten (Flora kopalna, t. VI, 1—6), aus dem unteren Jura. Die wichtigste Art ist aber *Danaeopsis marantacea* HEER des unteren und mittleren Keuper. Für diese hat KRASSER (Sitzgsber. Kais. Ak. Wiss. Wien, CXVIII, 1909, S. 34) *Pseudodanaeopsis* FONTAINE angewandt. Mit der Zugehörigkeit zu *Marattiopsis* würden sich die nomenklatorischen Schwierig-

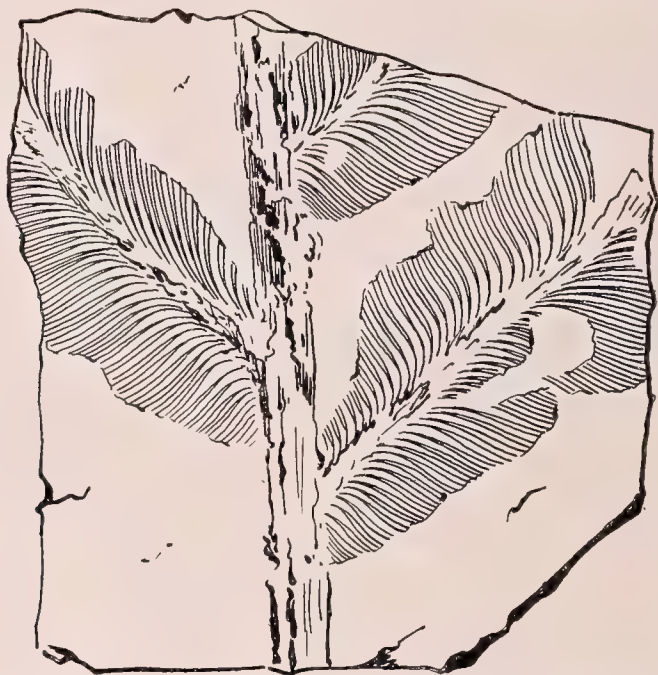


Fig. 46. *Danaeopsis marantacea* HEER. Habitus.  
(Unt.) Keuper von Würzburg. (Nach SCHÖNLEIN.)

keiten erledigen<sup>1)</sup>. Die aus den oberen Gondwana-Schichten beschriebene „*D.*“ *Hughesi* FEISTMANTEL hat schon wegen der beständig gegabelten Wedel nichts mit *Danaeopsis* zu tun; Sori unbekannt, vielleicht gar kein Farn.

<sup>1)</sup> Außer diesen werden noch von KRASSER aus dem Mesozoikum der Lunzer Schichten (Lunz, auch Basel) nach STUR eine ganze Reihe Marattiaceen angegeben, von deren Marattiaceennatur man sich aber zum großen Teil nicht überzeugen kann; dies gilt besonders für die *Speiropus*-Arten (Sitzgsber. Wien. Ak. 1909, S. 13ff.), die man mit SEWARD (Foss. plants II, 1910, S. 332) eher dem *Cladophlebis-Todites*-Typus nähern kann (also den Osmundaceen), ferner die eigentümlichen *Bernouillia*-Arten des Lunzer Keupers, ferner für KRASSERS „*Coniopteris*“ und *Oligocarpia*-Arten, wogegen *Asterotheca Meriani* sicher hierhin gehört. Ganz zweifelhaft sind die von FONTAINE aus analogen Schichten Virginians angegebenen *Angiopteridium*-Arten (Monographs Un. Stat. Geol. Survey Nr. 48, 1905).

*Nathorstia* HEER. Diese in der untersten Kreide mehrorts (Grönland, Patagonien, Böhmen?) nachgewiesene Gattung ähnelt äußerlich fertilen *Laccopteris*-Fiedern; die Untersuchungen NATHORSTS (Kongl. Svensk. Vet. Ak. Handl. 43, Nr. 6, 1908) haben indes die prinzipielle Übereinstimmung mit den Sori von *Kaulfussia* erwiesen, so daß keine Matoniacee vorliegen kann (vergl. Fig. 45 d). Wahrscheinlich gehören

Fig. 47. *Danaeites saraepontanus* STUR. Saarbecken. a Blättchen mit Sori, b unten: ein Sorus mit 16 Sporangien, darüber Hohldruck desselben, c Querschnitt durch die Sori bzw. deren Hohldruck. (Nach STUR.)



hierher auch die als „*Drynaria*“ angegebenen Reste der böhmischen Kreide (Arch. naturw. Landesdurchf. Böhmens XI, 2, 1900, S. 70).

*Danaea* und *Danaeites* GÖPPERT. Zu *Danaea* stellt RACIBORSKI (Flora kopalna 1894, t. VI, 1—6) Stücke aus dem unteren Jura von Krakau, die wohl dahin gehören werden; im Karbon ist wichtig die als *Danaeites* von STUR beschriebene Fruktifikation, an *Pecopteris*-Fiedern auftretend (Fig. 47), die mit *Danaea* wohl verglichen werden kann.

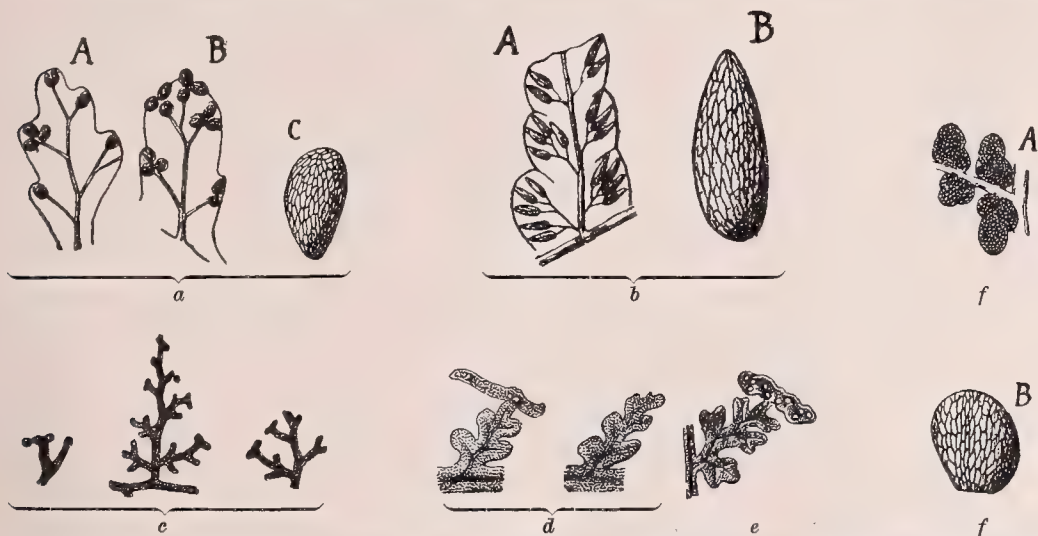


Fig. 48. a *Renaultia microcarpa* (LESQU.) ZEILLER. Blättchen mit Sori und Sporangium (C) in  $\frac{35}{1}$ . b *Dactylothea plumosa* (ART.) KIDSTON, B Sporangium in  $\frac{35}{1}$ . c—e *Spheropteris*-Arten. f *Myriotheca Desaillyi* ZEILLER, B Sporangium in  $\frac{35}{1}$ . a, b, f nach ZEILLER, c—e nach STUR.)

Die meisten *Marattiales* sind aus dem Paläozoikum bekannt; manche dieser Formen sind indes nicht mit völliger Sicherheit hierherzurechnen.

*Renaultia* ZEILLER (Fig. 48 a). Sporangien eiförmig, einzeln oder zu 2—5, frei an den Aderenden, am Blattrande. An verschiedenen kleinblättrigen Sphenopteriden des Oberkarbons (*Sph. gracilis* BRONGN., *Schatzclarensis* STUR u. a.).

*Dactylotheca* KIDSTON (Fig. 48*b*). Sporangien länglich eiförmig, spitzlich, einzeln auf den Aderenden dicht nebeneinander. Bei einigen Pecopteriden (*P. plumosa*, *P. aspera*), die sich durch häufigen Besitz von Aphlebien auszeichnen. Oberkarbon.

*Sphyropteris* STUR (Fig. 48*c, d, e*). Sporangien einzeln, eiförmig, auf einem quergerichteten spreitigen Anhängsel der Fiederchen sitzend. An einigen *Sphenopteris* des Oberkarbon.

*Discopteris* STUR (Fig. 33). Sori kreisrund, aus zahlreichen, freien, kugeligen Sporangien bestehend, die an einem Rezeptakulum sitzen, am Fiedernende oder an Adergabelungen. Die besten Mitteilungen über diese Gattung hat ZEILLER (Bass. houill. Blanz y et du Creuzot, 1906,

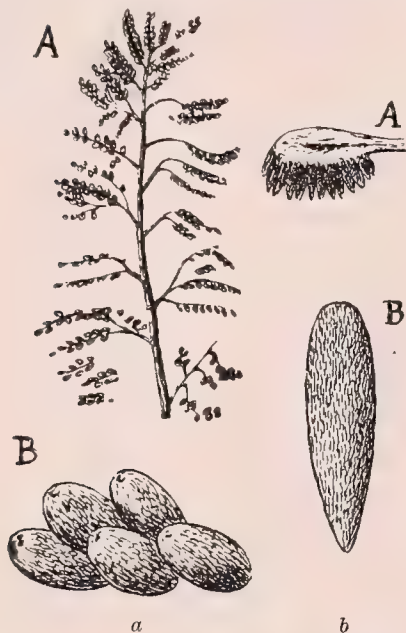


Fig. 49. *a* *Urnatopteris tenella* KIDSTON, *A* fertiles Wedelstück, *B* Sporangien, vergr. *b* *Crossothea Crépini* ZEILLER, *A* Sorus in  $\frac{4}{1}$ , *B* Sporangium in  $\frac{18}{1}$ . (*a* nach KIDSTON, *b* nach ZEILLER.)

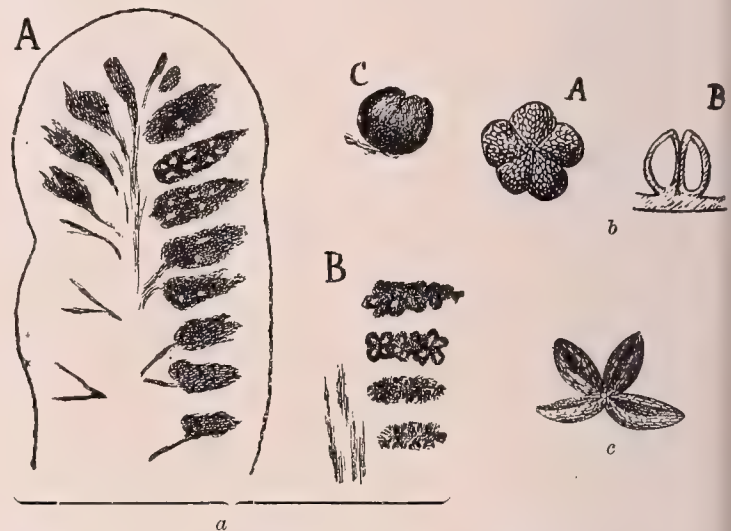


Fig. 50. *a* *Asterotheca* sp. aus den Kiesel n von Autun (Rotl.), *A* Fieder mit Sori, *B* Sori stärker vergr., *C* Synangium stärker vergr. *b* Synangium von *Asterotheca*, *A* in Aufsicht, *B* im Längsschnitt. *c* Synangium von *Asterotheca Miltoni* ART. sp., aufgesprungen („*Hawlea*“ STUR). (Nach ZEILLER, GRAND'EURY, STUR.)

S. 13 ff.) gegeben. Mittleres und oberes prod. Karbon. Über die Möglichkeit der Verwandtschaft mit Osmundaceen und mit *Kidstonia* ist schon S. 51 gesprochen worden. Die *Discopteris*-Wedel besitzen z. T. auch gewisse äußerliche Charaktere, von denen S. 52 die Rede ist.

*Myriothea* ZEILLER (Fig. 48*f*). Sporangien eiförmig, frei, sitzend, die ganze Fiedernunterseite dicht bedeckend. *Myriothea Dessaillyi* ZEILLER im Oberkarbon, selten.

*Urnatopteris* KIDSTON (Fig. 49*a*). Fertiler und steriler Wedel ganz verschieden, dieser *Rhodea*-artig, jener spreitenlos. Sporangien länglich eiförmig, zweireihig an den Spindeln angeheftet, am Gipfel sich mit rundem Porus öffnend. Bisher nur *Ur. tenella* BRONGN. sp. im Oberkarbon.

*Crossotheca* ZEILLER (Fig. 49b). Fertile Fiedern oder Wedelteile spreitenlos; Sori mit zahlreichen herabhängenden Sporangien von länglich-eiförmiger Form am Rand einer scheibenförmigen Anschwellung des Stieles. *Crossotheca* wurde als pollentragendes Organ von Lagenostomeen (*Hoeninghausi*-Gruppe) von KIDSTON angesprochen, aber kaum mit Recht (s. bei *Sphenopteris*). An einigen Sphenopteriden des Oberkarbons und Rotliegenden (*Cr. Crépini* STUR sp., *Cr. pinnatifida* GUTB. sp.; nicht dagegen *Sph. Hoeninghausi*).

*Asterotheca* PRESL (Fig. 50). Sporangien eiförmig, spitz bis stumpflich, senkrecht zur Spreite stehend, meist zu 4—5 sternförmig zusammensitzend, also Synangien bildend. *Hawlea* STUR (Fig. 50c)

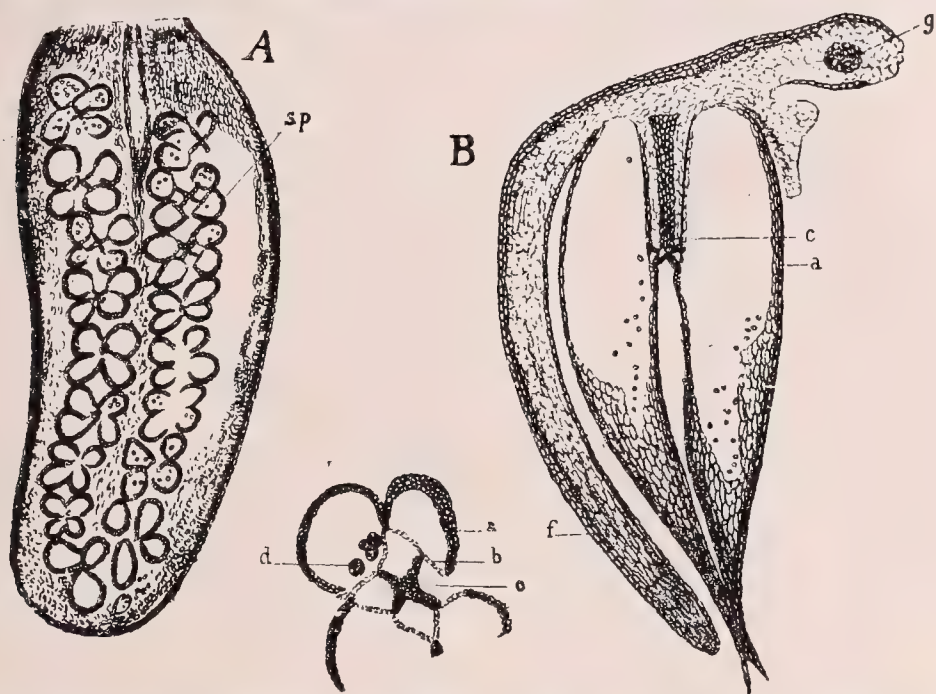


Fig. 51. *Scoleopteris (Pecopteris) polymorpha* (BRONGN.) STUR. A Blättchen mit Sori parallel zur Spreite geschliffen,  $\frac{7}{1}$ . B Längsschliff durch ein Sporangium,  $\frac{15}{1}$ . a Sporangium, c Receptaculum, g Blattleitbündel, f Blattspreite. Unten Querschliff durch ein Synangium, a u. c wie in B, d Sporen, b dünner Teil, a dicker Teil der Sporangiumwand. (Nach RENAULT.)

dürfte nach ZEILLER eine reife aufgesprungene *Asterotheca* sein. Die Form tritt bei einer Anzahl von *Pecopteris*-Arten wie *Pecopteris Miltoni* ART. sp. und verschiedenen Arten des Permokarbons auf, findet sich sogar noch im Keuper der Lunzer Schichten in *Asterotheca Meriani* wieder. Sie ist verwandt mit der folgenden.

*Scoleopteris* ZENKER (Madenfarn, Fig. 51)<sup>1)</sup>. Sporangien spitz ausgezogen, zu 4—6 Synangien bildend, die an einem stark vorspringenden

<sup>1)</sup> GEINITZ hat die Anschauung, daß in dem beim Volke als „Madenstein“ (scolex Made) bekannten Gestein Reste von Tausendfüßern enthalten seien, noch lange festgehalten, bis erst STERZEL 1878 (Zeitschr. D. Geol. Ges. S. 417) die „Maden“ als Täuschung (gegliederte Farnfiedern) nachwies.

Rezeptakulum sitzen. Synangium etwas gestielt. Sporangien sich einwärts durch eine Spalte öffnend. Permokarbon (z. B. zu der häufigen *Pecopteris polymorpha* BRONGN. gehörend).

*Ptychocarpus* WEISS (Fig. 52). Sporangien fast zylindrisch, aufrecht (manchmal umgelegt), zu 5—8 um ein stark vortretendes Rezeptakulum befestigt; ganz verwachsen. Öffnungsmechanismus nicht genauer bekannt, doch nimmt man an, daß die Öffnung durch Poren einwärts am Gipfel erfolgte, in welchem Fall eine gewisse Ähnlichkeit mit *Kaulfussia*-Synangien vorhanden wäre. Ähnlich ist *Cyathotrachus* WATSON. Charakteristisch für *Pecopteris unita* und ihre Gruppe im Permokarbon.

*Danaeites* GÖPPERT s. S. 61.

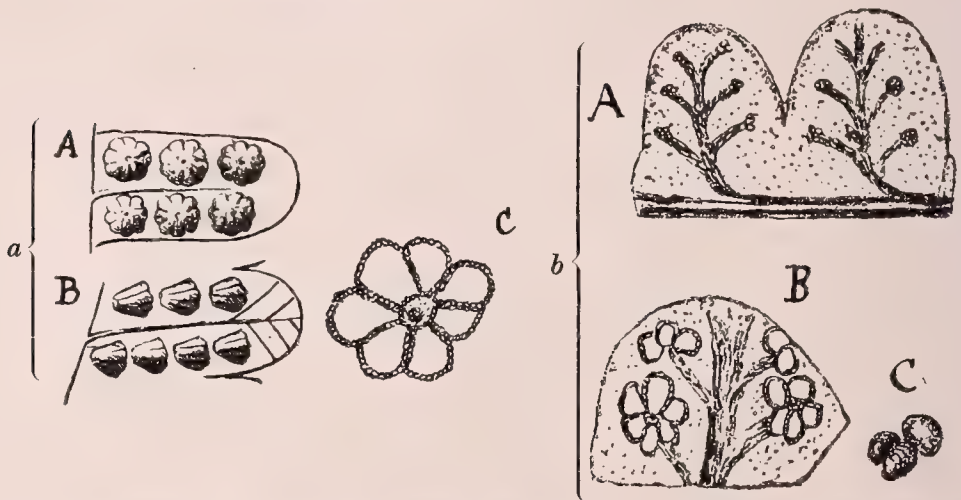


Fig. 52. *Ptychocarpus (Pecopteris) unita* BRONGN. sp. a Blättchen mit Sori, aufrecht (A) und umgelegt (B), C Sorus (verkieselt) quer durchgeschliffen. b Blättchen (verkieselt) parallel zur Spreite geschliffen, vergr.; A die Ansatzpunkte der Synangien, B diese selbst zeigend, C Sporen  $100/1$ . (Nach GR. EURY, ZEILLER, RENAULT.)

*Tetrameridium* GOTHAN. Sporangien hängend, kurzgestielt, zu vier pro Sorus, anscheinend abfällig. Bei *Sphenopteris* im Oberkarbon, selten.

Zu den Marattiales gehören größtenteils die als Psaronius bezeichneten Stämme, die echt versteinert besonders im Permokarbon, seltener schon im eigentlichen Karbon sich finden. Über diese ist weiter hinten in dem Kapitel über Farnstämme das Nähere zu finden.

Farnwedel mit Sporangien, deren natürliche Verwandtschaft unklar ist

Es gibt außer den unter *Marattiales* vereinigten und den anderweitig bei bestimmten Familien behandelten Sorus- bzw. Sporangientypen noch eine Reihe weiterer, z. T. echt versteinert erhaltener, z. T. nur als „Abdruck“ an den Wedeln bekannter Fruktifikationen, die bei

bestimmten Familien kein Unterkommen finden können. Die Sporangien sind teils ungenügend bekannt, teils nicht genügend erhalten.

Zunächst seien eine Anzahl von karbonischen Sporangien mit partieller Beringung erwähnt, die unter dem Namen *Sturiella* WEISS (Fig. 53a), *Sarcopteris* RENAULT (Fig. 53b), *Pteridotheca* SCOTT (in Torfdolomiten gefunden) und *Boweria* KIDSTON beschrieben sind; die schon vorn erwähnte *Todeopsis*, *Discopteris* und *Kidstonia* könnte man hier auch nennen. *Sturiella* und *Pteridotheca* sind in Sori zusammengefunden worden, erstere zu 5; der Name *Pteridotheca* ist von SCOTT als Sammelgattung für nicht näher zuweisbare Sporangien- oder Sorus-Funde gedacht und wohl recht praktisch.

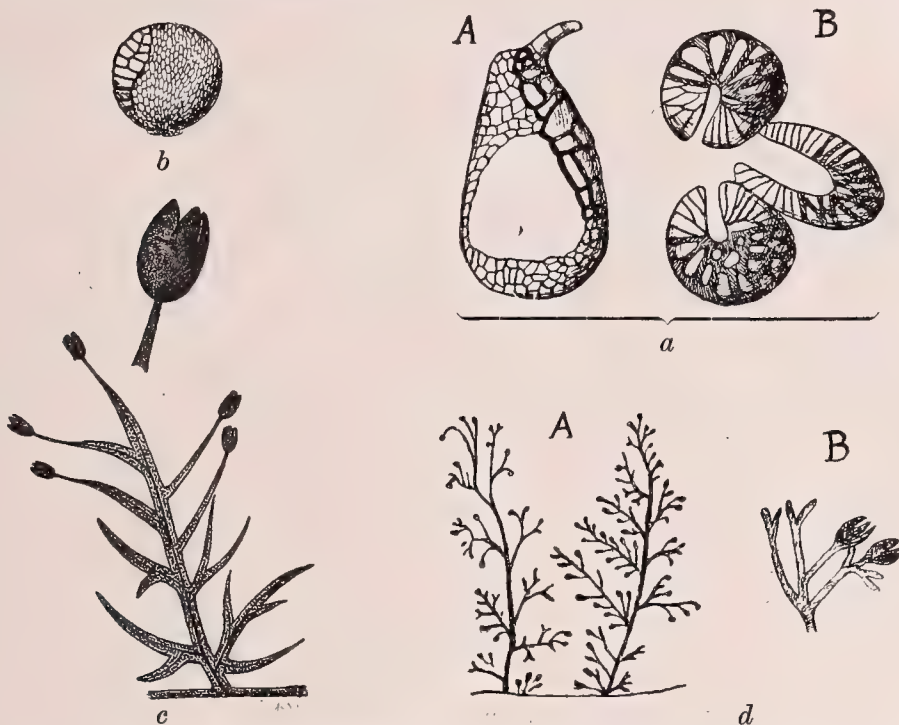


Fig. 53. a *Sturiella intermedia* WEISS, Sporangien im Längsschliff (A) und von oben gesehen (B). b *Sarcopteris* REN. c u. d *Zeilleria* KIDSTON, c *Zeilleria Frenzli* STUR sp., d *Z. delicatula* (STERNB.) KIDST. (nach RENAULT, STUR, KIDSTON).

*Zeilleria* KIDSTON (Fig. 53 c, d, 54a). Sporangien endständig an den Seitenadern der in den meisten Fällen kaum von den sterilen verschiedenen fertilen Fiedern. Sie sind kapselförmig, vorn mit vier Lappen aufspringend. Findet sich an *Sphenopteris*-Arten und einer *Pecopteris* des produktiven Karbons.

Die neuerdings aufgetauchte Behauptung, daß *Zeilleria* zu den Pteridospermen gehöre, ja sogar (KIDSTON, Transact. Roy. Soc. Edinb. 1914, S. 93) Cupulen von Pteridospermen darstelle, ist unbewiesen. Es sind ganz gesunde Sporangien, wie Mazerationspräparate zeigen. Das Innere wird von zahllosen Sporen erfüllt, die zu 2 (oder 4?) zusammenbackenden länglichen Massen verbunden sind; ein Zwischengewebe scheint vorhanden. Es handelt sich m. E. um echte Farne; höchstens also um männliche Fruktifikationen, wenn Heterosporie vorliegen sollte. Die Annahme KIDSTONs, daß die eine

Pflanze die pollentragende, die von ihm (a. a. O. t. VII, 5) abgebildete samentragend gewesen sei, ist eine unerwiesene Behauptung. Ganz ähnliche Befunde wie oben hat NATHORST an „*Carpolithus*“ *Nathorsti* ARBER gemacht, der auch zu *Zeilleria* zu gehören scheint (Kongl. Svensk. Vet. Handl. 43, Nr. 6, S. 10); es wäre merkwürdig, wenn man zufällig immer nur „männliche“ Exemplare erwischt hätte. KIDSTON hat seine „Cupulae“ leider nicht mazeriert oder mazerieren können. Die Sporen sind durchaus farnähnlich.

*Calymm(at)otheca* STUR. Die Anschauungen über die *Calymmotheca Stangeri* (Fig. 54) und Verwandte, die jetzt meist als Samencupulae gewisser Pteridospermen angesehen werden, sind im Kapitel Pteridospermen auseinandergesetzt. STUR hatte ursprünglich *Zeilleria* in *Calymmotheca* mit umfaßt; jedoch hat *Zeilleria* mit Typen wie *Cal. Stangeri* absolut nichts

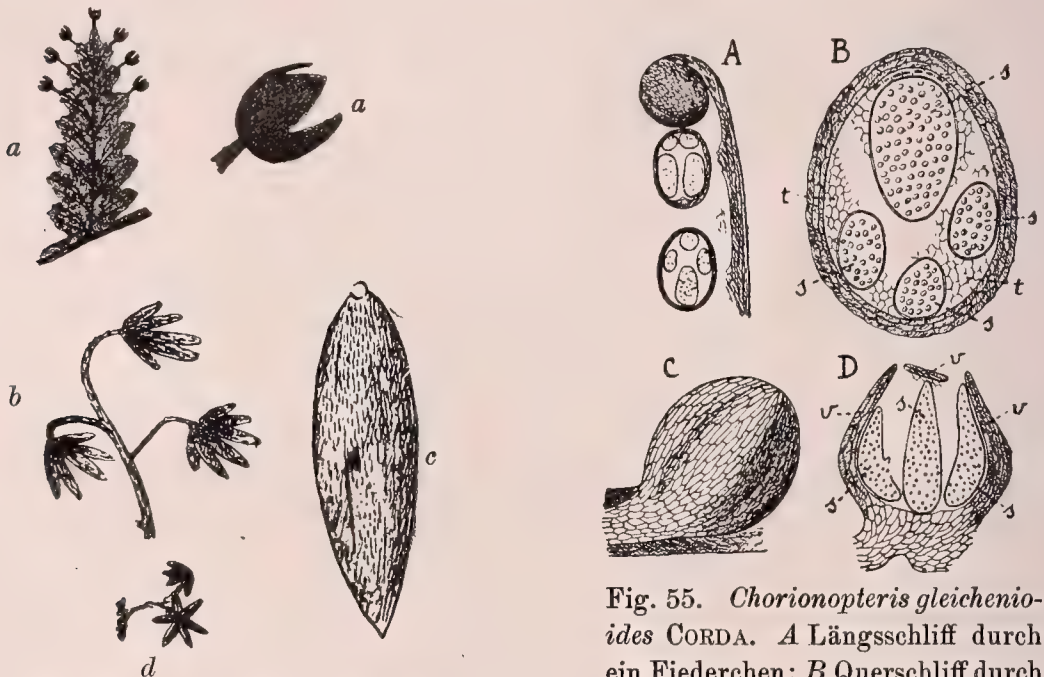


Fig. 54. a *Zeilleria avoldensis* STUR sp., rechts Synangium vergr., b, d *Calymmotheca Stangeri* STUR, c *C. asteroides* (LESQU.) ZEILL., Sporangium vergr.

Fig. 55. *Chorionopteris gleichenioides* CORDA. A Längsschliff durch ein Fiederchen; B Querschliff durch eine Kapsel; C eine Kapsel von außen; D Längsschliff durch eine Kapsel; s Sporangien; v Klappen der Kapsel; t Parenchym, das die Sporangien einüllt. Alles vergr. (Nach CORDA.)

zu tun. Was demgemäß als eventuell farnartig von *Calymmotheca* übrig bleibt, ist der von LESQUEREUX und ZEILLER angegebene Typus der *Calymmotheca asteroides* LESQU. (Fig. 54c). Es sind spreitenlose, einmal fiederige Wedel(-Teile?), deren Seitenachsen unten und oben je eine Reihe gestielter Sori tragen, die je mit etwa 6 sternförmig ausgebreiteten Sporangien von *Crossotheca*-Habitus versehen sind. Die Zugehörigkeit zu bestimmten sterilen Wedeltypen ist unbekannt (vergl. ZEILLER, Valenciennes, 1888, S. 141, t. XII, 2).

*Hymenotheca* POTONIÉ. Wedel sphenopteridisch, mit etwas breit linealen Lappen. Fiedern am Gipfel einen ellipsoidischen oder mehr



kugeligen Sorus tragend; vielleicht mit Indusium nach Art der Hymenophyllaceen? Oberkarbon.

*Chorionopteris* CORDA (Fig. 55). Sorus kugelig, endständig, aus vier eiförmigen in eine Kapsel eingeschlossenen Sporangien bestehend, welche sich durch vier Klappen öffnet. Diese kugeligen Sori erinnern also äußerlich an diejenigen der rez. Gattung *Onoclea* (vergl. Nat. Pflanzenfam. I, 4, p. 166). KUBART konnte den Beweis erbringen, daß *Chorionopteris gleichenioides* CORDA zu der Rhachis *Calopteris dubia* CORDA gehört.

Hieran anschließend können noch einige mesozoische Typen erwähnt werden, deren Stellung aber nicht näher oder nicht genau festzulegen ist. Zunächst zwei Gattungen der Buntsandsteinflora: *Anomopteris* SCHIMPER, große, einmal gefiederte Wedel, die häufig fertil gefunden sind, ohne aber Details erkennen zu lassen. Ihr Äußeres ist sonst recht charakteristisch. Ferner

*Neuropteridium* SCHIMPER, ebenfalls aus dem rheinischen Buntsandstein, mit einer einmal gefiederten *Neuropteris* vergleichbar; der ganze Farn war eine kleinbüschelige Pflanze, wohl ein Bodenfarn. Obwohl der organische Zusammenhang nicht erwiesen ist, ist es durch die häufige Vergesellschaftung doch mehr als wahrscheinlich, daß die als *Crematopteris* beschriebenen fertilen Wedel dazu gehören; in diesem Falle wären die fertilen Wedel gänzlich metamorphosierte Sporophylle. Ob die als *Neuropteridium validum* FEISTMANTEL bezeichneten Formen einfach gefiederter Wedel mit großen gelappten *Cardiopteris*-artigen Blättchen in wirklicher Verwandtschaft zu *Neuropteridium* stehen, ist sehr zweifelhaft; sie gehören der unteren Gondwanaflorea an und sind fertil unbekannt (vergl. ARBER, *Glossopteris*-Flora 1905).

Eine eigentümliche Form des Jura (Yorkshire und Frankreich) ist *Stachypteris* SAPORTA, eine kleine *Sphenopteris*, deren fertile Blättchen ein langes Segment mit *Lygodium*-ähnlich gruppierten Sori tragen; man hat auch Sporen daraus gewonnen, ohne indes die Verwandtschaft fixieren zu können (THOMAS, Cambridge Phil. Soc. 1912, S. 610). Dies kann man auch für *Eboracia lobifolia* PHILL. sp., früher als „*Cladophlebis*“ bezeichnet, sagen; THOMAS hält den Typus für verwandt mit Cyatheaceen.

### III. Ophioglossales

#### Einzigste Familie: Ophioglossaceae

Diese eigentümlichen Farne teilen mit den *Marattiales* die Mehrschichtigkeit der Sporangienzellwand, haben aber mit ihnen sonst wenig zu tun, weshalb es, wie schon oben gesagt, wenig Sinn hat, diese beiden

Gruppen zusammengefaßt als „*Filices eusporangiatæ*“ zu behandeln. Sie bilden vielmehr eine recht selbständige Gruppe, bei deren Blättern die Sporangien einzeln in Reihen an besonderen einfachen oder gefiederten Blattabschnitten sitzen (Fig. 56). Die Blätter sind bei *Ophioglossum* einfach oder tieflappig, mit einfacher Netzaderung versehen.

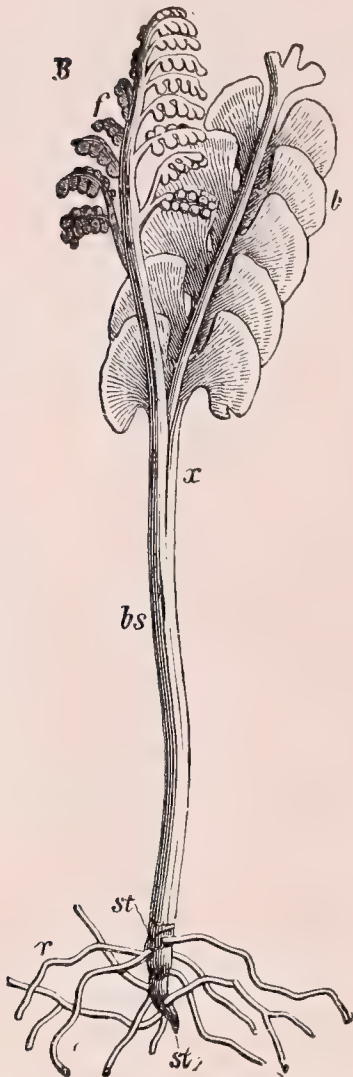


Fig. 56. *Botrychium lunaria*.  
st Stamm, r Wurzeln, bs Blattstiel,  
f fertiler Blattteil, s steriler Blatt-  
teil. (Nach WARMING.)



Fig. 57. *Rhacopteris paniculifera* STUR  
Kulm (Mähr. Schles. Dachschiefer). (Nach  
STUR.)

Bei *Botrychium* ist sowohl der fertile als der sterile Blattabschnitt gefiedert. Während diese beiden Gattungen in den temperierten und tropischen Gegenden verbreitet sind, kommt *Helminthostachys ceylanica* KAULF. (monotypisch) nur im indisch-ostasiatischen Tropengebiet vor.

Fossile Reste von Ophioglossaceen sind mit Sicherheit noch nicht nachgewiesen (Fig. 57). Man hat wohl *Rhacopteris* und *Noeggerathia foliosa*

STERNBERG (s. hinten) mit solchen verglichen, indes ohne triftigen Grund. Bei einer im mittleren Keuper, selten noch im Rhät (Südafrika) verbreiteten Gattung *Chiropteris* kennt man nur die sterilen Blätter, die handförmig zerteilt, gelappt und mit einfacher Maschenaderung ausgestattet sind. Man hat sie mit *Ophioglossum palmatum* L. wegen der äußeren Ähnlichkeit des Blattes verglichen, indes ebenfalls ohne jegliche Sicherheit. *Chiropteris* ist vielmehr eine Gattung ganz unsicherer Stellung.

Auch aus der Kreide sind Ophioglossaceen-Reste angegeben worden, von denen hier nur „*Ophioglossum*“ *granulatum* HEER (Flora foss. arctica, VII, 1883, t. 57, 8, 9) angeführt sei von Grönland (Patoot), weil es zeigt, daß man mit Deutungen von gewissen Abdrücken nicht vorsichtig genug sein kann. Es hat sich bei neuerer Untersuchung als eine männliche *Pinus*-Blüte erwiesen, denn es haben sich Pollen von *Pinus*-Charakter darin nachweisen lassen (STOPES, Ann. Bot. XXV, 1911, S. 903). *Ophioglossites antiquus* RENAULT (Flore foss. Autun, 1896, S. 30) aus dem Rotliegenden muß wohl als ganz problematischer Rest angesehen werden. Auch aus dem Tertiär sind hierher gehörige Funde noch nicht sicher verbürgt. Nach der Beschreibung und den Angaben SCHIMPERS (Traité, I, S. 679) kann zwar *Ophioglossum eocenum* MASSALONGO recht wohl ein wirkliches und dann das einzig sichere Fossil unserer Familie darstellen, indes ist mangels jeder Abbildung darüber doch nicht Genaueres auszumachen.

*Botrychioxylon paradoxum* SCOTT (Trans. Linn. Soc. London VII, pt. 17, 1912) gehört nicht zu den Ophioglossaceen, sondern zu den Botryopterideen; von SCOTT war der unter den Botryopterideen sonst nicht vertretene Sekundärzuwachs im Holz als auf Ophioglossaceen-Verwandtschaft deutend angesprochen worden, der bei *Botrychium virginianum* ausnahmsweise beobachtet war (JEFFREY). Indes ist das doch kein Grund, solche Verwandtschaftsmöglichkeit zu betonen, da auch bei anderen Zygoterideen mindestens Andeutung von Sekundärzuwachs auftritt.

*Noeggerathia* STERNBERG, die manche im Anschluß an STURS Anschauungen hier abhandeln, scheint mir nach Mazerationsversuchen an den „Sporangien“, die ich an dem WEISSschen Original zu *N. vicinialis* vornahm (Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. 1879, S. 111), eher eine Gymnosperme zu sein, wie dies ältere Autoren, auch ZEILLER u. a. annahmen. Es wurde dabei keine einzige Spore gefunden, sondern es blieben nur Häutchen der Samensexine zurück. Näheres unter Gymnospermen. —

Ebenso dürften die als *Alcicornopteris* KIDSTON und *Aphlebiocarpus* STUR bekannten Reste schwerlich zu den Farnen gehören; sie sind daher besser unter den *Cycadofilices* behandelt.

## Allgemeines über die fossilen Farne und Cycadofilices (Pteridospermen)

Es hat sich gerade in letzter Zeit herausgestellt, daß das, was STUR und andere längst vermutet hatten, daß nämlich ein großer Teil der früher schlechthin als Farne ausgegebenen Pflanzen besonders des Karbons (aber auch des Mesozoikums) nicht zu den Farnen gehören, auf Wahrheit beruht. POTONIE hatte diese Verhältnisse auf Grund der Anatomie der Achsenorgane bereits um 1900 erkannt und durch die Aufstellung der Gruppe der *Cycadofilices* zum Ausdruck gebracht; die Engländer haben dann später nachgewiesen, daß ein Teil dieser Gewächse zu den samentragenden Gewächsen gehört und haben in ihnen eine Mittelgruppe zwischen Farnen und Samenpflanzen gesehen, die sie Pteridospermen nannten. Wir werden hierauf nachher noch näher eingehen müssen, hier sei nur noch bemerkt, daß sich ein wesentlicher Unterschied zwischen *Cycadofilices* und *Pteridospermae* nicht finden läßt, daß vielmehr die beiden Bezeichnungen zu demselben Ziel tendieren, wenn sie auch von ganz verschiedenen Ausgangspunkten kommen; *Cycadofilices* ist auf Achsenstrukturen bezogen worden, die durch sekundäres Dickenwachstum der Holzteile usw. gymnosperme, sonst filicoide Charaktere tragen, während die Bezeichnung *Pteridospermae* von den reproduktiven Organen ihren Ausgang nimmt. Es ist nun, bei den Laubresten speziell, durchaus nicht immer möglich, zu sagen, ob man ein echtes Farngewächs vor sich hat oder nicht, und so ist aus diesem Grunde eine scharfe Trennung der alten künstlichen Gruppen nach diesen Gesichtspunkten noch nicht in allen Fällen durchführbar, andererseits auch aus praktischen Gründen nicht empfehlenswert. Viele Autoren behandelten daher Farne und Pteridospermen in einem und demselben Kapitel, speziell die sterilen Laubblätter. Da man jedoch jetzt immerhin so weit ist, daß man für gewisse Gruppen die Zugehörigkeit zur einen oder anderen Reihe ohne Einschränkung behaupten kann, so soll für diejenigen, bei denen dies möglich ist — auch wenn die Einzelheiten noch nicht bekannt sind —, dies stets besonders betont werden. Eine Behandlung der Pteridospermenblätter in einem besonderen Abschnitt ist noch nicht ohne Unbequemlichkeiten in manchen Gruppen durchführbar, da z. B. die Sphenopteriden bald Farne, bald Pteridospermen sind, und auch aus praktischen Gründen können wir diese künstlichen Gruppen nicht fallen lassen. Bei den anatomisch bekannten Stamm- und Achsenresten ist die Scheidung meist nicht schwer. Für diese hätte daher die Abtrennung von diesem Kapitel erfolgen können und sie wären demgemäß unter die Gymnospermen gerückt. Da aber die Wedelreste der Gruppe aus den obigen Gründen nicht aus diesem Abschnitt herausgenommen werden sollen, so ist auch der Abschnitt über die anatomisch bekannten Achsenorgane an dieses Kapitel angeschlossen worden, um nicht eine weitgehende Zerreißung des Stoffs herbeizuführen.

Soweit Sori nicht nachgewiesen sind und soweit bei den Pteridospermen das Nähere über die männlichen und weiblichen Fruktifikationen nicht oder ungenügend bekannt ist, hat man hier mit Vorteil das auf äußerliche Merkmale gegründete künstliche System BRONGNIARTS weiter ausgebaut, indem man außer der Form der Blättchen (Fiederchen und der Aderung) noch den Aufbau des Wedels und besondere Eigentümlichkeiten desselben mitbenutzt hat. Man muß sagen, daß man damit recht weit gekommen ist. Es haben sich auf diese Art eine Anzahl Gruppen bilden lassen, die zum Teil zweifellos den Wert natürlicher Gattungen oder Gruppen haben, wie sich oft durch die wachsende Kenntnis der Fruktifikationsorgane nachträglich herausgestellt hat.

### Aphlebien

Manche Arten, namentlich aus der Gruppe der paläozoischen Pecopteriden, bieten die Erscheinung, daß ihre Wedel außer den üblichen Fiederchen noch am Abgangspunkt der Nebenspindeln von den übrigen abweichende, z. B. unregelmäßig zerschlitzte Fiedern, Aphlebien, tragen (Fig. 58), wie sie ebenfalls bei einigen jetzt lebenden tropischen Farnen, besonders *Gleicheniaceae* und einigen *Cyatheaceae* (*Hemitelia*, *Cyathea*) bekannt sind. Wie Nebenblätter sind die Aphlebien schon ausgewachsen, wenn die Wedel selbst noch unentwickelt sind. An den rezenten Farnen hat man die Funktion bisher nicht hinreichend erkannt. Erst aus fossilen Funden scheint diese klarer geworden (POTONIÉ, Ber. Deutsch. Bot. Ges. XXI, 1903, S. 152); die Aphlebien dienen den jungen Normalfiedern als Schutz gegen Verletzung und gegen Austrocknung, sie sind also Schutz- und Taublätter. Junge Wedel von *Pecopteris plumosa* aus dem Produktiven Karbon mit eingerollten Fiedern und bereits ganz erwachsenen Aphlebien zeigen dies. Hier tritt die „fucoidale“ Form auf: eine andere Art von Aphlebien — wenn diese dort solche in demselben Sinne sind — tritt bei Neuropteriden — auch Odontopteriden (*O. minor* und *Coemansi*) — auf, nämlich mehr oder minder kreisförmige oder längliche bis handgroße Fiedern mit radialstrahliger Aderung. Diese treten indes nicht an den Abzweigungsstellen der Seitenrhachiden auf, sondern nur an dem Basalteil des Gesamtwedels und es fragt sich, ob diese eine ähnliche Funktion gehabt haben wie die echten Aphlebien. Sowohl diese *Cyclopteris* genannten Fiedern wie die eigentlichen Aphlebien finden sich meist oder oft isoliert, da sie an dem erwachsenen Wedel keinen Zweck mehr haben und abgeworfen werden. Nur bei wenigen *Pecopteris*-Arten hat man sie an älteren Wedeln ansitzend gefunden, am meisten bei *Pec. plumosa* (Fig. 58). Ursprünglich waren die Aphlebien als besondere „Gattung“ *Aphlebia* PRESL angesehen worden, ja sogar als fremde Kletterfarne an den betr. Wedeln, bis man ihren organischen Zusammenhang damit erkannte.



Fig. 58. *Pecopteris plumosa* mit Aphlebien an der Basis der Seitenfiedern. Saarkarbon.

### Aderungstypen

Die überwiegend rein gabelige Aderung mit Fehlen resp. Zurücktreten von Mitteladern bei den ältesten Wedeln (wie bei den Archäopteriden, Fig. 59) ist sehr bemerkenswert. Die Blättchen der Archäopteriden, die namentlich für Oberdevon, Kulm und auch das untere produktive Karbon charakteristisch sind, die „Gattungen“ *Archaeopteris*, *Adiantites*, *Sphenopteridium*, *Cardiopteris*, besitzen lauter gleichartige, parallel-fächerig verlaufende, gegabelte Adern (Fächer- und Paralleladerung, s. Fig. 59). — Dagegen sind die Gattungen höherer geologischer Horizonte, z. B. die ganz überwiegende Zahl der Sphenopteriden und der Pecopteriden, von denen das Gros der Arten vom mittleren produktiven Karbon bis zum Rotliegenden vorkommt, durch das Auftreten einer Mittelader mit Seitenadern (Fiederaderung, Fig. 60) höher organisiert.

Die Netzaderung (Fig. 62) tritt wiederum nach der fiederigen auf, nämlich erst im späteren produktiven Karbon, z. B. bei *Lonchopteris*. Die höchste bekannte Form

der Netz-Aderung, das Auftreten von Maschen höherer und niederer Ordnung, also von kleineren Maschen, die in dem Felde von größeren, durch stärkere Adern umzogenen Maschen (Fig. 27, 28) liegen, fällt erst ins Mesozoikum und hier sogar im allgemeinen erst vom Rhät ab, stellenweise schon ein wenig früher (Lunzer und Baseler Keuper). Daß



Fig. 59. *Cardiopteris polymorpha* (GÖPP.) SCHIMPER, aus dem Kulm, mit Fächeraderung.

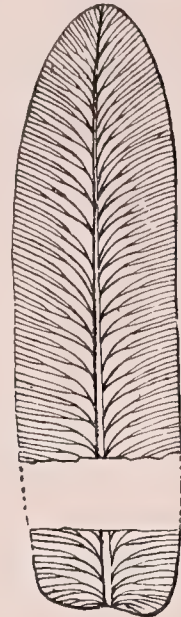


Fig. 60. *Taeniopteris jejunata* GR. EURY. Rotliegend, mit Fiederaderung.

die Maschenaderung aus der fiederigen durch Zusammenstreten von getrennten Seitenadernstücken entstanden ist, zeigen gewisse karbonische Typen wie *Palaeoweichselia* (Fig. 61), und manche *Lonchopteris*-Arten, bei denen die Maschenbildung nur sehr locker ist, z. T. sogar fehlt.

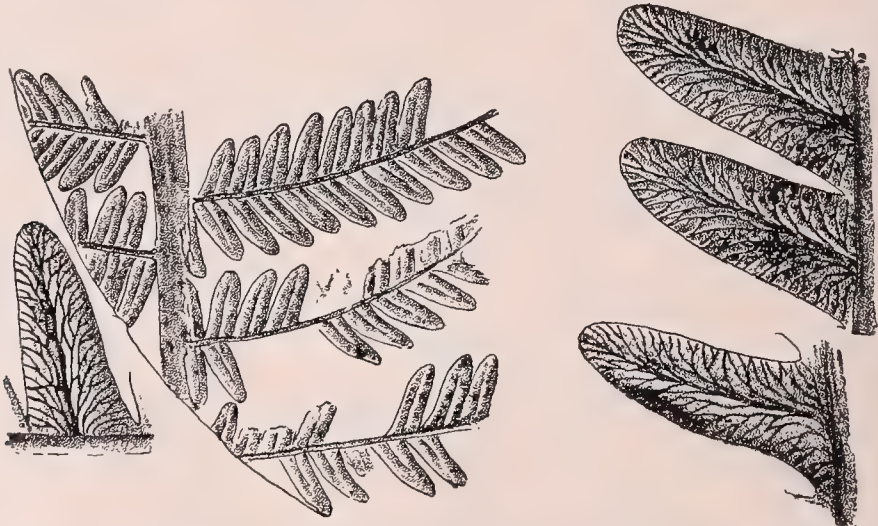


Fig. 61. *Palaeoweichselia Defrancei* BRONGN. sp. Saarkarbon, Übergang zur Maschenaderung.

#### Zwischenfiedern

Das häufige Vorkommen von Lappen oder Blättchen an der Hauptspindel, d. h. von Zwischenfiedern (Fig. 63), ist für gewisse paläozoische Wedel (*Callipteris*, *Neuropteris* z. T. u. a.) sehr charakteristisch im Mesozoikum (z. B. *Lomatopteris*, *Lepidopteris*)

wird es seltener; heute ist es nur bei *Nephrodium decursivelpinnatum* bekannt, das danach benannt ist.

#### Wedelaufbau

Wie bei der Aderung, so treten auch Gabelungen im Wedelaufbau im Verlaufe der geologischen Formationen immer mehr zurück, bis dann der heute vorherrschende reinfiederige Aufbau erreicht ist.

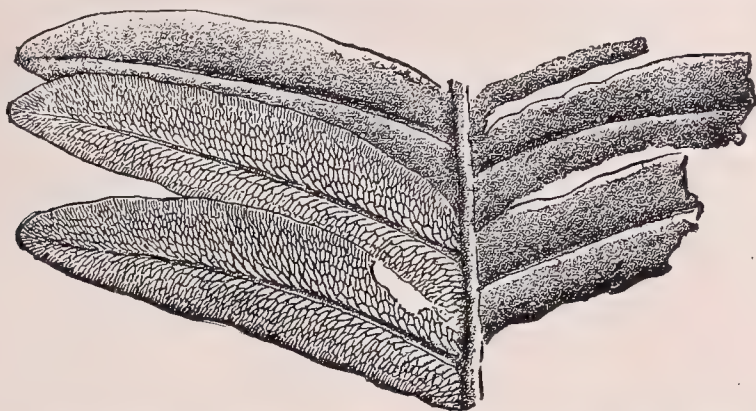


Fig. 62. *Lonchopteris silesiaca* GOTH. Oberschlesien, mittl. prod. Karbon.  
(Einfache) Netz- oder Maschenaderung.

*Pteridium*-Aufbau. Eine eigenartige Struktur zeigt der große von ZEILLER bekannt gemachte Wedel von *Callipteridium pteridium* (Fig. 64), einer Pflanze mit Zwischenfiedern, bei der im oberen Teil die hin- und hergebogene Spindel noch deutliche Neigung zur Gabelung zeigt, die unten schon ausgelöscht ist. Der Gipfel zeigt eine typische Terminalgabel. Ähnlich sind manchmal die Wedel von *Callipteris* aufgebaut. Man sieht hier, wenn man will, eine Art „Kampf“ der fiederigen mit der



Fig. 63. *Lomatopteris cirinica* SAP. Aus dem weißen Jura, mit Zwischenfiedern. (Nach SAPORTA.)

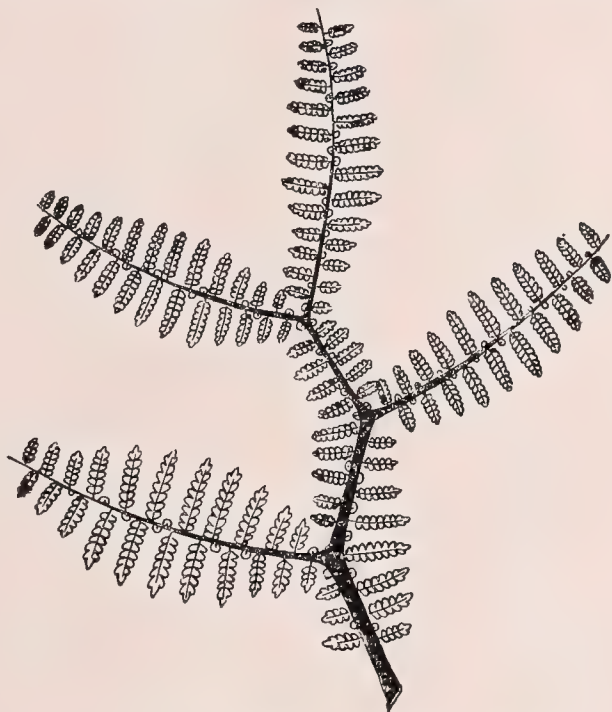


Fig. 64. *Callipteridium pteridium* SCHLOTH. sp. Struktur des Gipfels eines großen Wedels aus dem Karbon von Commeny. „Pteridium-Aufbau“. (Nach ZEILLER, schematisiert.)

gabeligen Verzweigung. Ob übrigens alle Wedel von *C. pteridium* so konstruiert sind, ist die Frage, da man nur einen einzigen derartig großen wie Fig. 64 kennt; bei *Callipteris* fehlt die Gabelung am Gipfel oft.

Gabeliger Wedelaufbau. Der Wedel ist einmal gegabelt, wie Fig. 67.

a) *Hoeninghausi*-Aufbau, benannt nach *Sphenopteris Hoeninghausi* aus dem mittleren produktiven Karbon (vergl. Fig. 65). Die Wedel-Haupt-Spindel ist einmal gegabelt, im übrigen herrscht reine Fiederung. Das Wedelstück unter der Gabel ist ebenfalls gefiedert. Man kann vielleicht passender von gabeligem Aufbau mit beblättertem Fußstück sprechen.

b) Der gabelige Aufbau mit nacktem Fußstück versteht sich nach dem vorigen von selbst; er gleicht ihm vollständig, nur fehlt die Beblätterung am Fußstück (Fig. 67).

*Pluckenetii*-Aufbau. *Pecopteris Pluckenetii* aus dem Oberkarbon und Rotliegenden besitzt ebenso wie Arten jüngerer Formationen eine Art Gleicheniaceen-Aufbau. Die Wedel (Fig. 66) sind wiederholt (unecht) gegabelt; es befindet sich in den Gabelwinkeln eine



Fig. 66. Schema der Wedelstruktur von *Pecopteris Pluckenetii* SCHLOTH. sp. Oberes prod. Karbon.

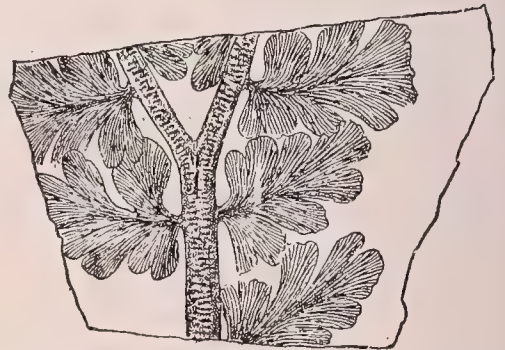


Fig. 65. *Sphenopteridium dissectum* (GÖPP.) SCHIMPER aus dem Kulm. Wedel mit *Hoeninghausi*-Aufbau.

Knospe, die genau wie bei den Gleichenien mit Endknospe sich mehr oder minder weit entwickeln kann. Indes hat die Form mit Gleichenien doch nichts zu tun, ja gehört nicht einmal zu den Farnen, sondern offenbar zu den Pteridospermen (s. hinten).

Diplotmematischer und mariopteridischer Aufbau. Die Wedel mit nacktem Fußstück des Wedelstiels, dieses dann einmal gegabelt und jeder Gabelast noch einmal gabelig<sup>1)</sup>. Die primären Gabelstücke meist kurz, ebenfalls nackt. Durch Übergipfelung tritt der obere (anadrome) Gabelast oft in die Verlängerung der primären Gabeläste ein, wodurch also ein einmal gabeliger Wedel entsteht. Die diplotmematische Herkunft sieht man dann aber meist noch an den stark geförderten katadromen (d. h. auf der Achsenunterseite) Basalfiedern, den ursprünglichen katadromen Gabelstücken. Dieser Aufbau kommt häufiger bei Sphenopteriden vor; STUR und andere Autoren brauchen *Diplotmema* geradezu als Gattung, was sich empfiehlt. Eine besondere diplotmematisch gebaute Gattung ist *Mariopteris*, bei der der *Diplotmema*-Bau bis in die höchsten Spitzen der Pflanzen gereicht hat, während er bei anderen Typen nach

<sup>1)</sup> Daher der Name: doppelteilig (διπλως doppelt, τμήμα Schnitt, Teilung).



oben hin zu verschwinden scheint. Eine andere Gattung, die von *Diplotmema* abgetrennt worden ist, mit handförmig gestellten, linealen Fiederchen ist *Palmatopteris* POTONIE (Fig. 69).



Fig. 67. Gabeliger Aufbau mit nacktem Fußstück (*Sphenopteridium Tschermaki* STUR, verkl.).

### Fiedernform

Da gewisse Ausdrücke, die sich gleichzeitig an gewisse nachfolgend zu besprechende Formenkreise anlehnen, bzw. von diesen entnommen sind, im folgenden fortwährend gebraucht werden und in der Paläobotanik allgemein eingebürgert sind, so sollen diese zunächst noch erläutert werden.

### 1. Sphenopteridische Form

Als sphenopteridisch bezeichnet man solche Blättchen, die nach dem Grunde allmählich eingeschnürt sind; dem Äußern nach sind sie rund, keilförmig (hiervon der Name: σφην Keil, πτερίς Farn), eiförmig, lanzettlich, selbst fast lineal. Meist

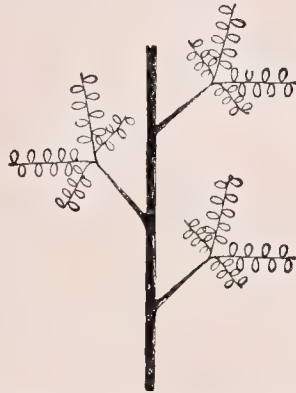


Fig. 68. Schema des Aufbaus von *Mariopteris muricata* (SCHLOTH.) ZEILLER. Diplotmematischer oder mariopteridischer Aufbau.



Fig. 69. *Palmatopteris furcata* (BRONGN.) POT. *a* Schema des Aufbaus; der Wedelteil rechts unten mit deutlichem *Diplotmema*-Aufbau, der nach oben allmählich verschwindet. *b* Äußeres derselben Art (Bruchstück).

sind die dahingehörigen Formen stark differenziert, d. h. die Zerteilung der Blättchen und Wedelteile geht durch häufig wiederholte Lappung sehr weit, so daß gerade die zier-



Fig. 70. Beispiele von sphenopteridischer Blättchenform.  
*a* *Sphenopteris nummularia* ANDR. Mittl. prod. Karb.  
*b* *Diplomema (Sphenopteris) adiantoides* SCHLOTH. sp.  
 (= *Sphenopteris elegans* auct.). Unterstes prod. Karb.

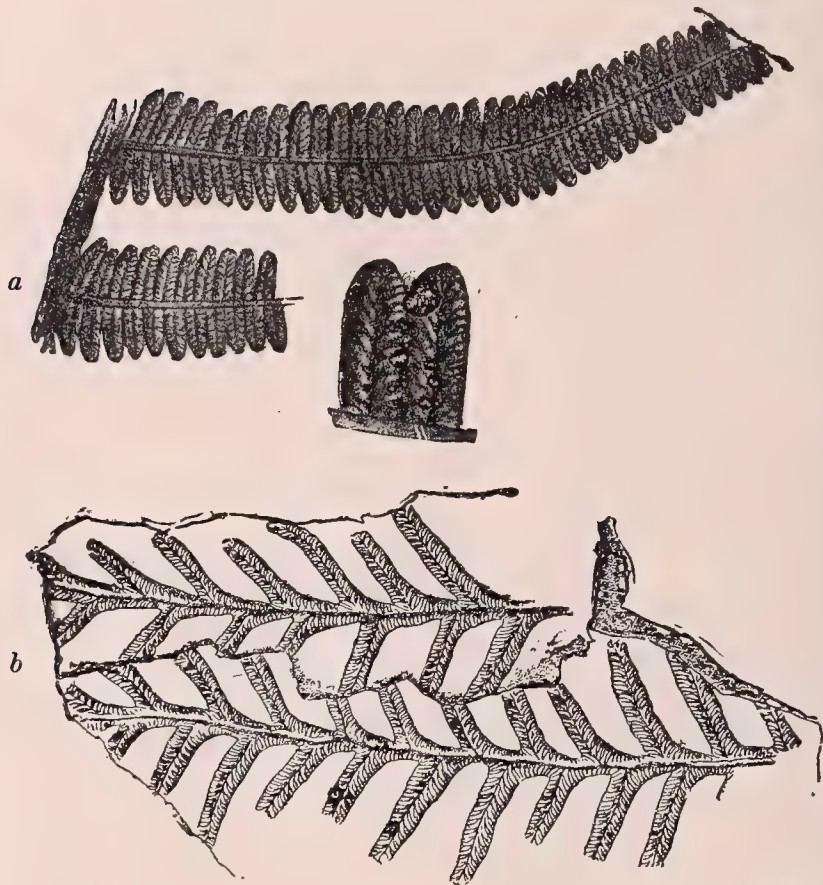


Fig. 71. Beispiele pecopteridischer Blättchenform. *a* *Pecopteris arborescens* BRONGN. Ob. prod. Karbon und Rotlieg.  
*b* *Alethopteris decurrens* ARTIS sp. Mittl. prod. Karbon.

lichsten und hübschesten Farne und Pteridospermen in diese Gruppe gehören. Die Aderung ist fiederig, seltener mehr fächerförmig (Fig. 70).

## 2. Pecopteridische Form

Die Blättchen sind hier meist gerade und parallelrandig, doch kommen auch dreieckige Formen vor u. a., immer aber sitzen die Fiedern mit der ganzen Breite an der Basis an. Der Name bedeutet Kammfarn (*πέλω κάμμε* und *πτερίς* Farn) und ist von der an einen Doppelkamm erinnernden Form speziell der eigentlichen *Pecopteris*-Arten hergenommen (siehe Fig. 71a). Die Fiedern können auch an den Achsen herablaufen, wie bei *Alethopteris* (Fig. 71b); die Aderung ist verschieden, meist fiederig, mit oder ohne Nebenadern, bei einigen Gruppen dagegen einfache Maschenaderung, wie bei *Lonchopteris*.

## 3. Neuropteridische Form

Die Fiedern sind meist zungenförmig, selten rund, wenig differenziert, an der Basis plötzlich eingeschnürt, oft herzförmig und meist nur mit einem kleinen Punkt an der Achse befestigt (Fig. 72). Sie fallen daher leichter ab, und isolierte Blätter dieser Gruppe, speziell von *Neuropteris*, bedecken oft in Menge die Schichten. Die Aderung ist fiederig oder maschig, manchmal fast ohne Mittelader. An den Gipfeln des Wedels oder einzelner Wedelteile verschwindet öfter der neuropteridische Charakter, indem dort die Fiedern oft mit ganzer Breite, also pecopteridisch ansitzen; eine Betrachtung der tiefer sitzenden Blättchen zeigt aber dann sofort, daß man es doch mit einer neuropteridischen Pflanze zu tun hat. Hierauf weisen in solchen Fällen dann auch noch andere Charaktere der Pflanze, die ihre Verwandtschaft mit echten Neuropteriden außer Zweifel setzen.

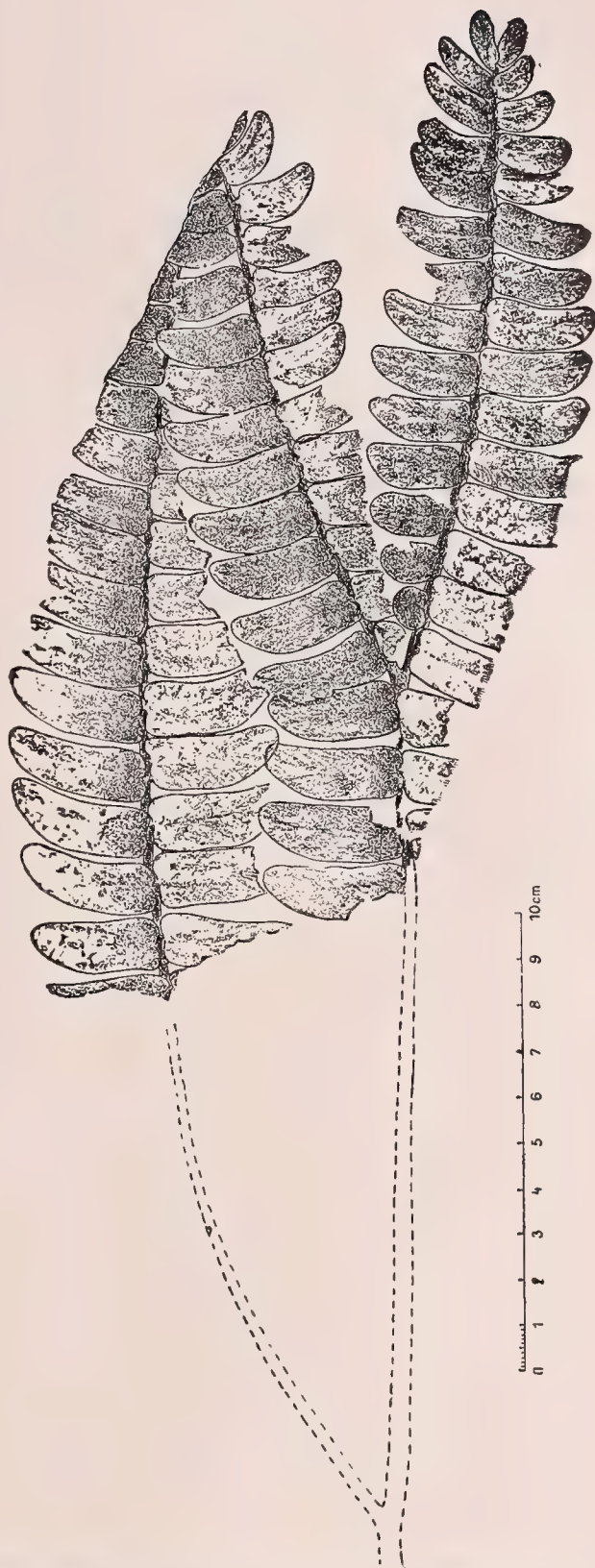


Fig. 72. Beispiel neuropteridischer Blättchenform. *Neuropteris gigantea* aus dem mittl. prod. Karbon.

## I. Archaeopterides

Blättchen neuropteridisch bis sphenopteridisch, mit Fächeraderung; meist Formen mit ziemlich großen Blättchen. Charakteristisch für Oberdevon und Kulm, selten höher.

Nur der kleinste Teil dieser Gruppe kann zu den echten Farnen gehören, und zwar scheint dies z. T. für *Rhacopteris*, dann für *Archaeopteris* der Fall zu sein. Das Gros gehört offenbar zu den *Cycadofilices* bezw. Pteridospermen; diesen Eindruck des Vorhandenseins einer größeren Menge dieser Gruppe im Kulm gewinnt man auch, wenn man echt versteinerte Stammreste daneben hält, von denen man zwar nur in Ausnahmefällen die Zusammengehörigkeit mit gewissen Blattresten kennt, die jedoch ebenfalls eine größere Menge von *Cycadofilices* aufweisen, wie *Calamopitys*, *Pitys*, *Cladoxylon* u. a. Die ganze Gruppe in dem vorliegenden Sinne ist übrigens sehr künstlich und enthält sicher viele heterogene Elemente. Sie enthält sehr viele geologisch alte Formen und mag darum hier noch so stehen bleiben.

*Adiantites* GÖPPERT z. T. (*Aneimites* DAWSON, Fig. 73b). Wedel fiederig, Blättchen keilförmig bis rhombisch-eiförmig. Die Differenzierung des Wedels und der Wedelteile nimmt nach unten schnell zu, so daß typisch dreieckiger Umriß der Wedelteile herauskommt.

Die meisten Arten im Kulm, seltener im unteren produktiven Karbon. Von manchen Autoren werden gewisse isolierte Blätter im Mesozoikum mit *Adiantites* bezeichnet, eine Bezeichnung, die zu verwerfen ist.

Die Gattung gehört sicher zu den Pteridospermen, und D. WHITE hat eine amerikanische Art mit Samen in Zusammenhang gefunden (*Aneimites fertilis*); bei uns fehlen derartige Beobachtungen noch.

*Adiantites oblongifolius* GÖPP. (Fig. 73b) aus dem untersten produktiven Karbon, mit ungefähr rhombisch-eiförmigen Elementen; die eigentlichen Kulm-Arten (*A. tenuifolius* GÖPP., *Machaneki* STUR und *antiquus* STUR) haben keilförmige Blättchen.

Häufig sind zu *Adiantites* auch solche Formen wie „*Adiantites*“ *sessilis* (v. RÖHL) (Fig. 73a) gestellt worden, in deren Linie z. B. auch ETTINGSHAUSENS „*Asplenites*“ *Reussi* von Stradonitz liegt, doch haben diese Arten gewiß nichts mit *Adiantites* zu tun, da — abgesehen von der Fiedernform und dem jüngeren geologischen Alter — ihnen die schnell zunehmende Differenzierung der Wedelteile nach unten und damit deren Dreiecksform fehlt. Man stellt sie bis auf weiteres am besten zu *Sphenopteris* oder *Neuropteris*. KIDSTON hat *A. Reussi* auch zu *Archaeopteris* gestellt, was zwar äußerlich mehr für sich hat als *Adiantites*, aber der Sache auch nicht gerecht wird.

*Triphylopteris* SCHIMPER. Eine noch etwas unklare Gattung, zu der man bis auf weiteres am besten nur *Triphylopteris rhomboidea* ETTINGSHAUSEN sp. aus dem Karbon von Stradonitz stellen sollte. Bei

der Darstellung, wie sie SCHIMPER in ZITTELS Handbuch II, S. 114/115 gibt, ist ein triftiger Unterschied gegen *Adiantites* kaum zu finden. Demnächst könnte dahin gehören *Tr. Collombiana* SCHIMP. aus dem Kulm der Vogesen; ob die dazu gerechneten fertilen, *Alcicornopteris*-ähnlichen Reste dazu gehören, ist zweifelhaft. Die Gattung unterscheidet sich von *Adiantites* durch die größeren und dichterstehenden Fiedern, die niemals keilförmig, sondern eiförmig sind. Mittl. Prod. Karbon (nur Böhmen: *Tr. rhomboidea*) und event. Kulm (*Tr. Collombiana*).



Fig. 73. *a* „*Adiantites*“ *sessilis* v. RÖHL. Unt. Teil des mittl. prod. Karbons (Ruhr), s. Text.  
*b* *Adiantites oblongifolius* GÖPP. Unterstes produktives Karbon (Waldenburg, Schl.).  
*c* *Archaeopteris hibernica* (FORB.) DAWS. mit Sporophyllen. Oberdevon (Irland).

*Sphenopteridium* SCHIMPER. Form der Fiedern verschieden, Formen von *Sphenopteris* nachahmend; Wedel einmal gabelig mit beblättertem Fußstück. Achsen meist unterbrochen querrieffig, weswegen man an *Heterangium*-Struktur des Stengels denken kann (s. bei Pteridospermen). Aderung typisch fächerig. Wedeldifferenzierung schwach, jede Gabel mit gelappten Einzelfiedern besetzt. Die Gattung enthält mehrere häufige Kulmarten, wie *Sph. dissectum* (Fig. 65), *Sph. furcillatum* LUDW. sp. (irrtümlich als silurisch angegeben; kulmisch oder oberdevonisch), *Sph. Schimperi* GÖPP. sp. und das ähnliche *Sph. rigidum* LUDW. sp.

u. a.; hierher gehört vielleicht auch die oben erwähnte „*Triphylopteris*“ *Collombiana* SCHIMPER.

*Archaeopteris* DAWSON (*Palaeopteris* SCHIMPER, non GEINITZ). Wedel rein fiederig aufgebaut, 2mal gefiedert. Fiedern rhombisch bis rundlich, dicht stehend, vollspreitig oder fein zerschlitzt. Zwischenfiedern häufig. Seitenfiedern parallelrandig, mit fast gleich großen, auch an der Basis nicht weiter differenzierten Fiedern besetzt. Fertile Wedel zeigen die (gänzlich metamorphosierten) Sporophylle am Gipfel der Wedel-



Fig. 74. *a* *Rhacopteris asplenites* (GUTB.) SCHIMPER. Oberer Teil des mittl. prod. Karbon (Böhmen, auch Saarbr.). *b* *Racopteris transitionis* STUR.  $\frac{1}{2}$ . Kulm (Mähr. Schles. Dachschiefer). *c* Blättchen von *b* in nat. Gr.

teile oder dieser ist ganz metamorphosiert. Sporangien ringlos, gestielt (Fig. 73 *c*). Die Gattung ist wichtig für das Oberdevon und war sehr verbreitet. Die eine Gruppe mit vollspreitigen Fiedern besitzt zwei Arten: *A. hibernica* FORBES sp. aus Irland, mit schief inserierten, sich deckenden Blättchen, und *A. Roemeriana* GÖPP. sp. mit kleineren Fiedern und längeren Seitenfiedern (z. B. Bäreninsel). Dazu treten noch andere Arten wie *A. archetypus* SCHMALHAUSEN, auch die aus Australien als „*Rhacopteris inaequilatera*“ angegebenen Reste gehören hierher. Die

andere Gruppe zeigt fein zerschlitzte Blätter (*A. fissilis* SCHMALHAUSEN) und ist bisher seltener gefunden als die andere.

*Cardiopteris* SCHIMPER. Blätter neuropteridisch, meist groß. Achse querrieffig. Die häufigste Art dieser sehr charakteristischen Gattung ist *C. polymorpha* GÖPP. sp. (Fig. 59), wahrscheinlich mit der größerblättrigen *C. frondosa* GÖPP. zusammengehörig. Einen Typus für sich scheint *C. nana* EICHW. sp. darzustellen mit eigentümlicher Gabelung am Gipfel und z. T. gestielten Fiedern; er ist neuerdings von NATHORST als *Cardiopteridium* bezeichnet worden. Letztere Art ist aus Schottland, Spitzbergen und Ost-Rußland bekannt, fehlt aber bei uns; andererseits fehlt anscheinend unser *Cardiopteris*-Typus in jenen Gebieten. Die Gattung ist leitend für Kulm. Isolierte Fiedern von *Cardiopteris*-Typus oder dem *nana*-Typus kommen noch im tiefsten produktiven Karbon vor.

*Rhacopteris* SCHIMPER. Wedel anscheinend nur einmal fiederig. Fiedern groß, meist auffallend asymmetrisch; unterer Rand  $\perp$  gerade, oberer gebogen. Fiedern vielfach stark zerschlitzt, Lappen meist stumpf, selten spitz.

Die Gattung war von SCHIMPER ursprünglich auf die als *Rhac. asplenites* und *elegans* des mittleren Prod. Karbon bekannten, sehr charakteristischen Reste bezogen worden (Fig. 74 a), hat aber durch STUR eine Verschiebung erlitten, die meist akzeptiert wurde, indem kulmische Formen mit asymmetrischen Fiedern (Fig. 74 b) dazu gestellt worden sind, so daß jetzt die meisten (übrigens ziemlich seltenen) Arten im Kulm vorkommen. Die systematische Stellung ist unsicher, nur ein fertiler Rest ist bekannt (Fig. 57) von *Rh. paniculifera* STUR, mit eigentümlicher Verzweigung des gipfelständigen sporophylltragenden Wedelteils. Ob alle *Rhacopteris*-Arten des Kulm diesem Modus folgen, ist unbekannt. Man hat an eine Verwandtschaft mit Ophioglossaceen gedacht, jedoch ist auch das unsicher. Die ganze Gattung würde am besten in zwei Teile zerlegt, je den kulmischen und den jüngeren Typus (Fig. 74) umfassend (s. OBERSTE-BRINK, Jahrb. Kgl. Preuß. Geol. L.-A. Bd. 35 I, 1, 1914, S. 93).

## II. Sphenopterides

Fiedern meist klein oder schmal, keilförmig oder am Grunde eingeschnürt. Aderung gewöhnlich fiederig, also mit mehr oder minder deutlicher Mittelader.

Charakteristisch besonders für das mittlere Produktive Karbon. Auch in mesozoischen Schichten usw. viele sphenopteridische Formen.

Für die Benennung der Sphenopteriden ist zu bemerken, daß manche Autoren die Gattung *Sphenopteris* selbst noch in sehr weitem Sinne fassen, die allermeisten „Gattungen“ der Sphenopteriden mit umgreifend. Es ist dies aber nicht zu billigen, da

dadurch die doch recht gut mögliche Spezialisierung einzelner Gruppen innerhalb der vorhandenen Formenfülle nicht zum Ausdruck kommt. Eine beträchtliche Anzahl der Sphenopteriden gehört zu den echten Farnen und ist mit Sori bekannt geworden; diese sind bereits bei Besprechung der darauf begründeten Gattungen erwähnt worden; auch solche werden jedoch noch oft einfach mit *Sphenopteris* bezeichnet, und es ist dann für den, der noch nicht weiß, wohin die einzelnen Arten gehören, schwer, sich zurecht zu finden. Man sollte deswegen, wenn irgend möglich, die Namen der Teilgattungen benutzen. Oft ist aber der Name *Sphenopteris* in weiterem Sinne unentbehrlich, da man öfter gar nicht weiß, in welche Untergruppe der Sphenopteriden (d. h. Gattung) der betr. Rest zu bringen ist.

Ein anderer Prozentsatz von Sphenopteriden stellt sicher keine Farne dar, sondern *Cycadofilices* (Pteridospermen); hat doch sogar die Erkenntnis in dieser Richtung zuerst von der Gruppe der *Sphenopteris Hoeninghausi* ihren Ausgang genommen.

*Rhodea* PRESL. Blättchen, bezw. Lappen lineal, schmal, einadrig. Wedelaufbau streng fiedrig. Fertil unbekannt; wahrscheinlich keine Farne (wenigstens die echten *Rhodea*-Arten). Formen wie *Sphenopteris*



Fig. 75. *Rhodaea subpetiolata* POT. sp.  
Mittl. prod. Karbon.



Fig. 76. *Sphenopteris striata* GOTH.  
(= *Sph. obtusiloba* auct.) Rechts:  
Blättchen vergr. Mittl. produkt.  
Karbon.

*Frenzli* STUR werden besser mit dem Gattungsnamen auf Grund ihrer Sori benannt (*Zeilleria Frenzli* usw.).

Dem tiefsten produktiven Karbon gehört an z. B. *Rhodaea Stachei* STUR. Aus ähnlichen Schichten wie *Rh. Stachei* stammt die bisher auf Oberschlesien lokalisierte *Rh. tenuis* GOTH. Aus dem Kulm sei *Rhodaea filifera* STUR genannt; dagegen wird „*Rh.*“ *patentissima* STUR besser zu *Diplotmema* gebracht; ebenso sollte man die zweifelhaften Farnreste aus dem Devon („*Rhodaea*“ *Condrusorum* GILK. sp.) nicht mit *Rhodaea* bezeichnen. Im mittleren produktiven Karbon treten noch einige seltenere Arten auf, wie *Rh. subpetiolata* POT. sp. (Fig. 75), *Lemayi* BERTR. u. a. Nicht selten im Kulm bis zum mittleren produktiven Karbon.

*Sphenopteris* (s. str.). Zu *Sphenopteris* im engeren Sinne bringt man heutzutage Formen mit meist rundlichen bis eiförmigen Blättchen von ziemlich starker Differenzierung, deren Aderung z. T. noch etwas



Archaeopteridisches zeigt, meist aber fiederig ist, und schließt an sie ähnliche Formen an, mit denen man bisher noch nicht weiter weiß. Es scheint, als ob die Wedel fast aller hierherzurechnenden Formen unten einmal gabelig waren mit beblättertem Fußstück. Man kann hier gut zwei Gruppen unterscheiden, von denen die zweite am besten einen eigenen Namen erhielt. Fast ausnahmslos handelt es sich um Pteridospermen.

1. *Sphenopteris* der Gruppe *Sph. obtusiloba* mit größeren, spreitigeren Blättchen; der gabelige Aufbau ist hier erst einigemal beobachtet worden, da die Wedel sehr groß sind. Hierher gehören häufige Arten des mittleren produktiven Karbons wie *Sphenopteris obtusiloba* BRONGN.



Fig. 77. Übersichtskärtchen der mitteleuropäischen Kohlenbecken. Schwarz: Paralimnische Becken; schraffiert: limnische (Binnen-)Becken. O Oberschlesien, R Ruhrbecken, A Aachener Becken, B Belgische Becken, F Nordfranzös. Becken, E Englische Becken, D Donetzbecken, Bø Mittelböhm. B., N Niederschles. B., Z Zwickauer B., S Saarbecken, H Becken v. Heraclée (Eregli), Kleinasien. a armorikanischer, v varistischer Gebirgsbogen.

und *striata* GOTH. (= *obtusiloba* auct., Fig. 76), *Sphen. nummularia* GUTB. (= *trifoliolata* auct. Fig. 70 a), *Sphen. Sauveuri* u. a.; auch einige des unteren produktiven Karbons, die allerdings besser zu *Diplommatema* zu stellende *Sph. dicksonioides* GÖPP., sogar im Kulm kommt dieser Typus schon vor (*Sph. foliolata* STUR), manche im obersten Teil des Westphalens wie *Sph. neuropteroïdes* BOUL. Im oberen produktiven Karbon (Stephanien) ist kaum noch etwas von der Gruppe vorhanden.

2. Gruppe der *Sphenopteris Hoeninghausi*. Bei dieser Gruppe sind die Blättchen häufig klein, der Wedel oft stark differenziert, im ganzen kleiner als bei der vorigen und häufig mit beblättertem Fußstück gefunden. Die Gabel erscheint bei einigen Typen erst gegen den

Vorläufiger Versuch der Parallelisierung einiger  
(nach Arbeiten

		Oberschlesien	Niederschlesien	Ruhrbecken	Aachen
					Wurm
Rotlieg.		Karniowicer Kalk	Rotliegend		
Ottw. Sch. (Stephan.)		fehlen	Radowenzer und Idastollner Schichten		
Mittl. Prod. Karbon, Westfälische Stufe (Westfalen)	Mulden- gruppe	Chelmer Schichten	? Hiatus	Piesberg, Ibbenbüren	
		(Bradegrube) Obere	Hangenzug der Schatzlar. Schichten bezw. untere	Hiatus Fl. Bismarck Gaskohlen	
		Mulden- gruppe	Schwadowitzer (Xaveristollner) Schicht.	Fl. Catharina	Maria, Fl. 6
		Untere Mulden- gruppe		Fettkohlen Fl. Sonnenschein	Fl. Steinknipp
	Sattel- gruppe	Einsiedelfl.	Reichhennersdorfer Schichten	Magerkohle	Gr. Karl- Friedrich
		Pochhammerfl.	↓ ?	↓ ?	
Unter. Prod. Karbon	obere Rand- gruppe	Leogr., Emmagr., Hoymgr. usw.	Großes Mittel	Flötzleeres	
		Loslauer Schichten			
	untere	Hultschin- Petzkowitzer Gruppe	Waldenburger Schichten		
Unter- Karbon		Kulm	Kulm	Kulm, Kohlenkalk	

mitteleuropäischer Steinkohlenbecken (s. Anm. \* S. 86)  
des Verfassers)

Aachen	Belgien		Nordfrankreich	Saarbecken	England
Inde	Lüttich	Charleroi			
				Rotliegend	
				Ottweiler Schichten	
		Flénus bei Mons	Zone supérieure (C)	Obere Flammkohle	Upper coal measures
				Untere Flammkohle	Transition
zont	Faisc. St. Gilles F. de Liège	Assise	Zone moyenne (B)	Fettkohle	Middle coal measures
	Fl. Gr. Bac.	de Charleroi			
Binnenwerke	F. de Séraing Fl. Stenaye = veine au Gros etc.				
Breitganghoriz. Außenwerke	F. d'Huy	Assise de Châtelet	Zone inférieure (A)		Lower coal measures
↓ ?	↓ ?	↓ ?	↓ ?		Millstonegrit
		H 1 c Poudingue houill.			
		H 1 B			
Wilhelmine- stufe	Namurien Andennest.	Andenne-Stufe	Annœuillin		
		H 1 a Ampélites de Chokier (Baudour)	(Basse Loire)		Carbonif. Limest.
Kohlenkalk	Kohlenkalk		Kohlenkalk Kulm (Roannes)		Calciferous Limestone (Schottl.)

Gipfel des Einzelwedels und wurde hier deswegen lange übersehen. Im Gegensatz zur vorigen Gruppe, bei der die Hauptachsen nicht bekannt sind, sitzen die Wedel hier an einer Hauptachse mit *Dictyoxylon*-Struktur, die wir nachher unter den echt versteinerten Stammresten bei *Lyginodendron* wiederfinden werden. Die Nebenachsen dieser Gruppe sind ferner mehr oder weniger punktiert und mit (oft abfallenden) Haargebilden besetzt. Zu dieser Gruppe gehören ebenfalls nur Pteridospermen (*Cycadofilices*); unsere Kenntnisse der Pteridospermen nahmen von dieser Gruppe ihren Ausgang durch die Entdeckung des Zusammenhanges der Samen (*Lagenostoma Lomaxi*) mit *Rachiopteris aspera* und *Lyginodendron*; daß letzteres zu *Sphenopteris Hoeninghausi* gehört, geht allein schon aus der genannten *Dictyoxylon*-Struktur der Hauptachsen hervor.



Fig. 78. *Sphenopteris Baumleri* ANDR. Muldengr. Oberschlesiens.  
Art der *Hoeninghausi*-Gruppe.

Die größte Entwicklung erreicht diese Gruppe in Oberschlesien, wo in dem unteren produktiven Karbon eine ganze Reihe von Arten auftreten (*Sphen. Stangeri*, *Larischii*, *Schlehani* und noch andere), wogegen für die bekannteste Art der Gruppe, nach der sie benannt ist, *Sph. Hoeninghausi* BRONGN., das Schwergewicht der Verbreitung in den westlichen Becken liegt, wiewohl sie in Oberschlesien nicht fehlt. In Niederschlesien ist von der ganzen Gruppe sehr wenig vorhanden bis auf die anscheinend dahingehörige übrigens im untersten produktiven Karbon sehr weit verbreitete *Sph. divaricata*; *Sphenopteris Hoeninghausi* selbst ist in der unteren westfälischen Stufe zu Hause, z. B. in der Magerkohle Westfalens, Zone inférieure Nord-Frankreichs, Lower-Coal-measures Englands usw.<sup>1)</sup>.

\*) Die Lokalnamen der Tabelle, die sich auf in der Literatur gebräuchliche Bezeichnungen der Schichten, Horizonte, auch Flöze beziehen, können hier nicht näher erläutert werden. Wegen der Lage der Kohlenbecken s. das Kärtchen Fig. 77.

<sup>1)</sup> Für die Horizontangaben siehe die Tabelle S. 84/5.

An diese Formen schließt sich eine andere Gruppe an, die ihr im Aufbau recht gleicht, bei der jedoch das oft sehr lange Fußstück der Wedelgabeln nackt ist; die Wedel sitzen hier ebenfalls an *Lyginodendron*-Achsen. Hierher gehören *Sphenopteris bermudensisiformis* SCHLOTH. sp. (*Sph. distans* STUR) und *Sphenopteris Mladeki* STUR, beide aus tiefem produktivem Karbon<sup>1</sup>). Zweifellos gehören noch andere Arten dem letztbesprochenen Typus an, worüber erst vollständige Stücke Aufklärung geben können.



Fig. 79. *Eremopteris artemisiaefolia* BRONGN. sp. Prod. Karbon, England.

Über die als *Calymmotheca* (richtiger *Calymmatotheca*) bezeichneten Cupulae hierzu s. S. 66.

*Eremopteris* SCHIMPER ex parte (Fig. 79). Als Typus der Gattung ist *Eremopteris artemisiaefolia* (STERNBERG) SCHIMPER aufzufassen, eine Sphenopteride eigentümlicher Art mit zur Gabelung neigenden Wedeln,

<sup>1</sup>) 1913, S. 53, habe ich diese noch zu *Diplotmema* gestellt, wegen des nackten Gabelfußstückes; indes sind eigentliche *Diplotmema* niemals mit *Lyginodendron* (*Dictyoxylon*) in Zusammenhang gefunden worden. Beide Untergruppen könnten recht gut als *Lyginodendreen* vereinigt werden. Daß *Lyginodendron*-Struktur in so tiefen Schichten in mehreren Arten vorkommt, ist durch KUBART (z. B. Österr. Bot. Zeitschr. 1914, S. 8) bekannt.

die zum Teil eine Art von Zwischenfiederung zeigen. Fiedernform länglich-lanzettlich mit Paralleladerung, Achsen skulpturlos. Die Abbildung zeigt den Typus besser, als Worte es vermögen. Es ist sicher eine Pteridosperme, und häufig sind mit ihr zusammen kleine, vorn zweispaltige Samen gefunden, die wohl dazu gehören. Dieser isolierte Typus ist wie *Palaeoweichselia* vielleicht am besten monotypisch zu fassen und ist bisher nur aus den Lower-Coal-measures von England bekannt; ob die neuerdings von ARBER (Proc. Yorksh. Geol. Soc. XVII pt. II, 1910, S. 145, t. XIV, Fig. 1 u. 2) beschriebene Art zu der Gattung gehört, ist fraglich, aber möglich. —

Gruppe *Diplotmema*. Trotz der von mancher Seite dagegen erhobenen Einwände hat sich die Zusammenschließung der diplotmematisch verzweigten Sphenopteriden-Wedel als mindestens praktisch erwiesen, und es lassen sich außer der Verzweigung auch noch andere Merkmale namhaft machen, die wenigstens für den größten Teil der dahin gestellten Arten passen. Nach der Achsenkulptur kann man unterscheiden solche, die eine eigentümliche Querriefung zeigen, wie *Diplotm. adiantoides* SCHLOTH. sp. (= *Sphen. elegans* BRONGN.) und *D. dissectum*, solche, die in den Achsen eine einfache Längsfurche zeigen (*Palmatopteris* und Verwandte) und solche, bei denen die Achsen eine unterbrochene Querstrichelung zeigen wie bei manchen Arten von *Mariopteris*. Die Belaubung der 1. Gruppe scheint meist zart gewesen zu sein (lineal bis länglich keilförmige Fiedern), die der 2. ähnlich, aber mit Übergängen zu den Formen der *Sphenopteris*-Arten im engeren Sinne; die der letztgenannten 3. ist fast durchweg vollspreitig und zeigt sphenopteridische Formen, übergehend zu pectopteridisch-alethopteridischen. Alle diese sind sicher keine Farne, sondern Pteridospermen gewesen; fertil ist allerdings bisher nur eine Art der 2. Gruppe gefunden worden (S. 75, Fig. 69), die den *Calymmotheca*-Typus zeigt. Eine Form für sich stellt schließlich *Diplotmema Zeileri* STUR (= *D. Gutbierianum* GEIN. sp.) dar, das, wenn die betr. Stücke mit Sori dazu gehören, einen wirklichen Farn darstellt und seine Natur auch noch durch Aphlebien am Grunde der Wedel anzeigt, was sonst bei keinem anderen *Diplotmema*-Typus bekannt ist.

Ausschließen sollte man aus der Gruppe gewisse Arten mit *Lyginodendron*-Achsen, die schon oben erwähnt sind und viel besser an die *Hoeninghausi*-Gruppe oder die *Lyginodendreen* überhaupt angefügt werden.

1. Untergruppe. Achsen mit Querriefung und zweifellos mit *Heterangium*-Struktur des Stengels, dessen Skelettelemente in der Rinde die Querriefung der Achsen hervorrufen. Wichtigste Art ist *Dipl. adiantoides* SCHLOTH. sp. (= *Sphen. elegans* auct., Fig. 70b), im tiefsten produktiven Karbon (selten Kulm) weit verbreitet und leitend (Kleinasien, Schlesien, Schottland-England). In Schottland findet sich bei Pettycur ein mit *Heterangium Grievei* (s. bei Pteridospermen) und anderen Struktur zeigenden Achsen erfülltes Gestein, und in Schottland kommen auch Schiefer mit Abdrücken der Art vor, so daß kaum ein Zweifel über die Zusammengehörigkeit mehr bestehen kann. Außerdem gehört hierher *Dipl. dissectum* BRONGN. sp. (*D. Schützei* STUR); von den in der Randgruppe Oberschlesiens gefundenen Heterangien gehört wohl sicher eines dazu; merkwürdigerweise ist hier *H. Grievei* trotz des Vorkommens von *D. adiantoides* noch nicht bekannt (KUBART, Österr. Bot. Zeitschr. 1914, S. 9).

2. Untergruppe. Achsen meist skulpturlos, mit Längsfurche, zu weilen  $\pm$  unterbrochen querrieffig. Hier kann man wieder zwei Untergruppen unterscheiden:

a) *Palmatopteris* POT. Blättchen lineal bis lineal-lanzettlich, selten zu mehr rundlich-sphenopteridischen Fiedern übergehend. Hierher gehören sehr schöne reichgegliederte Formen mit meist auffallend palmettenartig gespreizten Fiedern wie die im mittleren produktiven Karbon häufige *P. furcata* BRONGN. sp. (Fig. 69), ferner die im tiefsten Produktiven vorkommende *P. subgeniculata* STUR sp. (Fig. 43) u. a.

b) Achsen  $\pm$  mit Längsfurche, oft querrieffig, Blätter verschieden geformt, aber nicht wie oben. Die Gruppe ist mit der obigen und folgenden eng verbunden; es gehören dahin Arten wie *D. flexuosissimum* STUR, *schatzlarense* STUR usw., meist dem mittleren produktiven Karbon angehörig.

3. Untergruppe. *Mariopteris* ZEILLER (Fig. 68, 80).

Diese im Karbon und zwar meist dem mittleren, sehr häufige und wichtige Gruppe ist zwar gegen die vorige nicht scharf abgegrenzt, zeigt aber doch in den typischen Arten wie *M. muricata* und *acuta*, eine Anzahl eigener Charaktere, die oben schon genannt sind, so daß sie allgemein als gute Gattung angesehen wird. Kleine



Fig. 80. *Mariopteris muricata* (SCHLOTH.) ZEILLER.  
Mittl. Prod. Karbon.

Stücke lassen sich an der bei den typischen Arten  $\pm$  dreieckigen, oft pectopteridischen Form leicht erkennen, wobei besonders die asymmetrisch gelappten oder zerteilten katadromen Basalfiedern noch Hilfe leisten. Die wichtigsten Arten sind *M. muricata* SCHLOTH. sp.<sup>1)</sup> des mittleren produktiven Karbons, *M. acuta* BRONGN. sp. des tieferen Teiles dieser Schichten, *M. latifolia* BRONGN. sp. des höheren Westfalens, *M. Derroncourtii* ZEILL., *M. Beneckeii* POT. (? nur Niederschlesien) u. a. Die älteste Art ist die in der oberschlesischen Randgruppe und vielleicht noch anderwärts in ähnlichen Schichten vertretene *M. laciniata* POT.

<sup>1)</sup> Die kleinen Querriefchen auf der Rachis dieser u. a. *M.*-Arten sind keine Epidermisgebilde (Trichomnarben), sondern rühren von Innenstrukturen des Stengels her, wie Mazerationspräparate beweisen (GOTHAN, Sitzgsb. Natf. Fr. 1915, S. 43).

Fruchtifikationen von *Mariopteris* sind nicht mit Sicherheit bekannt; HUTH hat neuerdings knollenähnliche Organe an den Achsen von *M. muricata* aus Niederschlesien ansitzend gefunden, deren Natur aber unklar ist (Abbild. u. Beschr. Lief. VIII, 1912, Nr. 141).

Trotz des massenhaften Auftretens mancher Arten in den meisten Kohlenbecken ist die Verbreitung doch nicht gleichförmig, da sie z. B. im sächsischen und mittelböhmischen Karbon außerordentlich zurücktreten, ja in Böhmen an den meisten Stellen fehlen. —

*Alloiopteris* POTONIE (*Saccopteris* STUR, meist zu *Corynepteris* BAILY gehörig). Wedelaufbau reinfiederig, mit langen meist senkrecht abstehenden, parallelrandigen Seitenfiedern. Blättchenform sehr verschieden, meist sphenopteridisch. Am Grunde der Seitenfiedern sitzt meist eine kleine „anomale“ anadrome Fieder („Aphlebia“); am Grunde der zweimal gefiederten Wedelstücke sind größere Aphlebien bekannt, aber nur

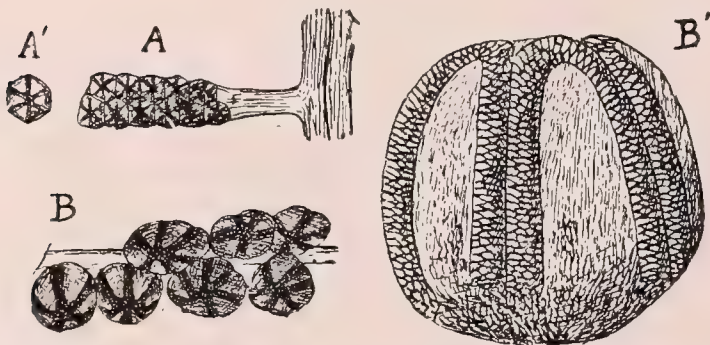


Fig. 81. *Corynepteris stellata* BAILY. A Sori in  $\frac{2}{11}$ , A' Sorus in  $\frac{4}{1}$  (nach BAILY), B *Alloiopteris* (*Corynepteris*) *coralloides* GUTB. sp. in  $\frac{4}{1}$ , B' Sorus in  $\frac{30}{1}$  (nach ZEILLER).

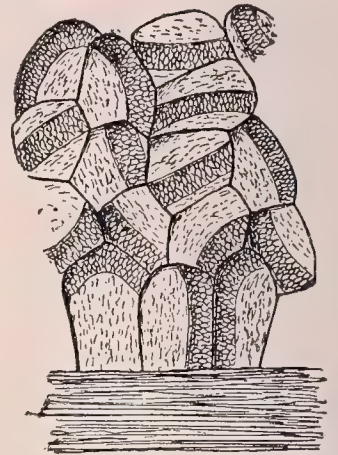


Fig. 82. *Corynepteris similis* STERNB. sp., Sori in  $\frac{12}{1}$  (nach ZEILLER)

in einigen Fällen bisher nachgewiesen. Achsen mit Punktierung und mit breiter, erhabener Mittelriefe. Es ist wahrscheinlich, daß diese Skulptur der Existenz eines  $\pm$   $\perp$ -förmigen Leitbündels ihren Ursprung verdankt, wie sie bei *Zygopterideen* vorkommen; mit diesen sind die Arten, soweit sie fertil bekannt sind, auch dadurch verwandt, daß der *Corynepteris*-Sorus mit dem von *Zygopteris* (s. diese) nächst verwandt ist. Auf alle diese Beziehungen wies zuerst ZEILLER hin (Valenciennes, 1888, S. 121), später der Verfasser und neuerdings hat P. BERTRAND gewisse *Alloiopteris-Corynepteris*-Arten zu *Zygopteris* selber gestellt (Ann. Soc. Géol. Nord 1913, S. 320). Außerdem hat er an Abdrücken aus dem nordfranzösischen Karbon von *Corynepteris coralloides* nachgewiesen, daß diese den Aufbau des Wedels besitzen, den die *Etapteris*-ähnlichen *Zygopterideen* verlangen, nämlich zweizeilige Beblätterung mit Gabelung der Wedel ganz in der Nähe der Austrittsstelle der Achsen aus dem Stamm (Compt. rend. Ac. Sc. Paris, 158, 1914, S. 740).



Es ist damit die Verwandtschaft wohl eindeutig hergestellt und ZEILLERS viel ältere Vermutung glänzend bestätigt. *Alloiopteris* selbst ist sicher eine natürliche Gattung, sollte aber wegen der Sorus-Verhältnisse nicht ganz mit *Zygopteris* vereinigt werden. Sie stellt eine ganze Reihe von Vertretern, meist im mittleren produktiven Karbon.

Im unteren Produktiven ist nur eine Art bisher bekannt, *A. quercifolia* GÖPPERT sp., daher ein wichtiges Leitfossil. Im mittleren Prod. sind am häufigsten *A. coralloides* GUTB. sp. (incl. *A. grypophylla* GÖPP., Fig. 83a), *A. Essinghi* ANDR. sp. und *Sternbergi* ETTGSH. sp. (Fig. 83b, c), seltener z. B. die äußerlich pecopterisartige *A. similis* STERNB. sp. u. a. m. Fertile sind bisher bekannt *A. coralloides*, *Sternbergi*, *similis* und *Essinghi*, wie gesagt, alle zum *Corynepteris*-Typus gehörig. Näheres bei Zygopterideen.

*Discopteris* STUR (s. auch S. 51, eigentlich auf die Sorus-Verhältnisse gegründet, aber auch vielfach äußerlich anscheinend ganz gut charakterisiert, deshalb auch hier noch einmal aufgeführt). Wedelaufbau



Fig. 83. a *Alloiopteris coralloides* GUTB. sp., verkl. Rechts: Anomale Fieder an der Basis der Seitenrachis. b, c *Alloiopteris Sternbergi* ETTGSH. sp., c vergr. Blättchen.

rein fiederig mit schräg ansitzenden Seitenachsen, Blättchen meist eiförmig. Bei den meisten Arten sind katadrome, anomale Fiedern vorhanden, die *Rhodea*-ähnlich, z. T. handförmig geteilt sind; am abweichendsten sind die an den tieferen Teilen des Wedels befindlichen. Fertile und sterile Fiedern z. T. gleich, z. T. verschieden.

Die Gattung ist von STUR auf fertile Reste mit der S. 51 erwähnten Sorusbeschaffenheit gegründet worden; er hatte aber auch einige Arten dazu gezogen, deren Sori er noch nicht kannte, und zwar auf Grund der äußeren Wedelcharaktere; da sich bei einer Art gezeigt hat, daß er durchaus recht hatte, so kann man die Vermutung aussprechen, daß auch andere ähnlich konstruierte Wedel dazu gehören werden, wie *Sphenopteris Matheroni* ZEILLER (oberes produktives Karbon) und *Sph. Cremeriana* POTONIE (Rotl. v. Thüringen). Sicher gehören hierher bis jetzt: *Discopteris karwinensis* STUR (Fig. 33a, b) aus dem mittleren Produktiven Karbon von Schlesien und Kleinasien, *D. Schumannii* STUR (Niedersch.) (Fig. 33c), *D. Vüllersi* STUR und *D. Goldenbergi* aus Saarbrücken, letztere ohne anomale Fiedern, gleichwie *D. cristata* BRONGN. sp. Über die möglichen Beziehungen zu Osmundaceen

ist S. 51 das Nötige gesagt worden. An *D. Goldenbergi* schließt sich an *D. Ralli* ZEILLER (Kleinasien), nur fertil bekannt.

### Sphenopteriden unsicherer Stellung

Außer den vorgenannten gibt es noch eine Menge nur steril und z. T. nur in kleineren Stücken bekannt gewordene Sphenopteriden, vom Paläozoikum bis zum Mesozoikum. Für diese ist der Name *Sphenopteris* im weiteren Sinne durchaus passend und wird von fast allen Autoren so angewendet. Gewisse sphenopteridische Gattungen speziell des Mesozoikums haben aber besondere Namen erhalten, indes ist dies mit einigen Ausnahmen nur bei solchen der Fall, wo man vermöge einer gewissen Kenntnis der Sorusverhältnisse die systematische Stellung  $\pm$  fixieren konnte, oder es handelt sich um Typen, von denen man Grund hat anzunehmen, daß sie vielleicht gar keine Farne waren. Auf eine Aufzählung gewisser Arten dieser Gruppe sei hier verzichtet; es sei nur gesagt, daß es sich z. T. um gar nicht seltene Typen handelt.

Sind die Arten fertil bekannt und ist eine besondere Gattung auf Grund der Sori vorhanden, so empfiehlt es sich, diese zu nehmen, wie z. B. *Zeilleria delicatula*, *Renaultia Schatzlarensis*, *Myriothea Dessaillyi* usw.

### III. Pecopterides

Blättchen pecopteridisch, mit rein fiederiger Aderung, ohne Nebenadern, Aufbau rein fiederig. Wedel z. T. groß. Bei den meisten die Seitenwedel und Blättchen  $\pm$  parallelrandig und senkrecht abstehend („kammförmig“, daher der Name), bei einigen auch schräg ansitzend und anders geformt. Alle Pecopteriden im obigen Sinne sind Farne, meist Marattiaceen, zu *Asterotheca*, *Scolecopteris*, *Ptychocarpus*, *Dactylothea* gehörig, selten zu Schizaeaceen u. a. neigend (*Senftenbergia*).

Bei manchen Arten sind am Grunde der Seitenwedelteile Aphlebien bekannt, die namentlich bei *Pecopteris plumosa* oft noch an erwachsenen Wedeln daransitzen (Fig. 58), meist aber nur an jungen; später fallen sie leicht ab. Mit Aphlebien bekannt sind dem Verf. außer der genannten Art noch *Pecopteris aspera* BRGT., *P. Miltoni* und *P. pennaeformis* BRGT.

Viele Arten im oberen produktiven Karbon und Rotliegenden, wenige im mittleren, sehr selten im unteren produktiven Karbon.

*Pecopteris* BRONGNIART. Die Diagnose der Gattung ist wesentlich im vorigen schon enthalten. Man kann vielleicht zwei Gruppen unterscheiden.

1. *Eu-Pecopteris*. Die Arten dieser Gruppe sind nach dem Typus der Fig. 71 a gebaut und treten in größter Massenhaftigkeit im oberen

produktiven Karbon und Rotliegenden auf, wie *P. arborescens*, *Candolleana* BRONGN., *P. hemitelioides* BRONGN., seltener im mittleren produktiven Karbon wie *P. Miltoni* ART. sp. und *P. pennaeformis* BRONGN., die ersteren meist zu *Asterotheca*, letztere zu *Senftenbergia* gehörig. Sie haben weniger verzweigte Seitenadern als z. B. *P. polymorpha* BRONGN. (zu *Scolecopteris*) der oberen Horizonte.

2. *Unitae*. Eine Anzahl Arten, zu *Ptychocarpus* gehörig, zeigen nur einfache Seitenadern und haben manchmal stark verwachsene Einzel-fiedern, so daß oft lange gekerbte oder selbst ganzrandige Seitenfiedern entstehen mit einzelnen Aderbündeln. Man brachte diese Arten auch in besondere Gattungen, wie *Goniopteris*<sup>1)</sup>, *Diplazites*. Am bemerkenswertesten sind hier *P. unita* BRONGN., *P. feminaeformis* SCHLOTH. sp., sämtlich im oberen produktiven Karbon und Rotliegenden (s. Fig. 52a).

3. Eine Anzahl anderer Arten zeigen andere Formen wie die genannten. Hier ist besonders zu nennen *Pecopteris plumosa* ART. sp. mit  $\pm$  dreieckigen Blättchen, oft noch mit Aphlebien am Wedel, fertil zu *Dactylotheca* gehörig (Fig. 48b); zu dieser gehört auch die sich äußerlich mehr an Gruppe 1 anschließende *P. aspera* BRONGN., diejenige *P.*-Art, die am tiefsten bekannt ist, schon im Kulm, von da an ins höhere Karbon übertretend. Einen ganz abweichenden Typus stellt *P. Pluckeneti* dar, mit gabeliger Verzweigung des Wedels (S. 74), neuerdings von GRAND'EURY mit Samen gefunden, also kein Farn. Auch die Form der Blättchen ist ganz abweichend von den übrigen Formen. STERZEL hatte sie in die Gattung *Dicksoniites* gebracht, in der Meinung, daß es sich um Farne handelte, die mit der Dicksoniien-Gruppe (S. 39) verwandt sind; die von ihm gefundenen Fiedern mit Sorus-Ansatzstellen (Fig. 84) müssen aber angesichts der GRAND'EURYSchen Funde eine andere Deutung erfahren.



Fig. 84. Blättchen v. *Pecopteris* („*Dicksoniites*“) *Pluckeneti* SCHLOTH. sp. mit „Sorus“, in Wahrheit Samenansatzstelle. Zwickauer Karbon. Nach STERZEL.

#### IV. Alethopterides

Wedelaufbau fiederig, vielleicht an der Basis oft gabelig (wie bei *Neuropteris*, s. dort). Fiedern pecopteridisch, Aderung fiederig oder maschig, mit fast stets deutlicher Mittelader. Fiedern meist ziemlich groß, oft herablaufend, mit Nebenadern aus der Spindel, aber ohne Zwischenfiedern. Sehr häufige karbonische Gruppe, die zu den Pteridospermen gehört, und zwar sind von Samen verschiedene Typen hierher

<sup>1)</sup> Wegen der ähnlich geaderten lebenden *Goniopteris* PRESL, einer Section von *Phegopteris*.

gezogen worden wie *Trigonocarpus*, gewisse *Rhabdocarpus*-Arten, ohne daß bisher ein Zusammenhang einwandfrei beobachtet wäre. Ziemlich sicher gehörten als Stämme zu dieser Gruppe *Medullosa* und *Myeloxylon*; die Rinde von *Myeloxylon* mit zahlreichen subepidermalen Baststrängen muß in der Tat eine derartige Skulptur im Abdruck erzeugen, wie sie die längsriefigen Spindeln von Alethopteriden (und Neuropteriden) zeigen, die man auch als *Aulacopteris* bezeichnet hat. Genau wie bei den Neuropteriden (und auch manchen mesozoischen Cycadophyten u. dergl.) kann man hier zwei äußerlich vollkommen identische Formenreihen beobachten, die nur durch die Aderung zu unterscheiden sind, möglicherweise allerdings auch in der Fruktifikation etwas voneinander verschieden waren. Die eine trägt Fieder-, die andere Maschenaderung.

1. *Alethopteris* STERNBERG. Aderung fiederig. Die typischen Formen sind die mit größeren, zungenförmigen, herablaufenden Fiedern, zu denen die häufigsten Arten des Karbons gehören: *Al. Serli* und *lonchitica* des mittl. produktiven Karbon, *A. decurrens* ART. sp. mit schmälern Fiedern (ebendort; Fig. 71 b), *A. Grandini* des oberen produktiven Karbon und einige seltener. Äußerlich pecopteridisch sind mehr oder minder *Al. Davreuxi* BRONGN. sp. (im selben Horizont), *A. subdavreuxi* (nur Zwickau) u. a. Zu den ältesten Formen gehört die kleine *Al. parva* POT. (unteres produktives Karbon Oberschlesiens); im Kulm scheint noch keine vorzukommen. Eigentümlich sind die anscheinend nur einmal fiederigen Formen, die LESQUEREUX (Coalflora, 1880, S. 188) als *Protoblechnum* bezeichnet hat; bis zu gewissem Grade auch *Alethopteris*-ähnlich (auch *Neuropteris*), aber wohl einem isolierten Formenkreis angehörig, sind die als *Megalopteris* DAWS. bezeichneten Formen aus dem Karbon Nordamerikas, ebenfalls mit sehr großen Fiedern. *Alethopteris*-ähnliche Formen, die aber sonst sicher mit dem paläozoiischen Genus nichts zu tun haben, treten auch im Mesozoikum auf, besonders *Thinnfeldia* ist hier zu nennen. Alethopteridische Beschaffenheit der Fiedern kommt bei noch anderen Typen vor, die sich aber dann durch den Wedelaufbau u. a. von *Alethopteris* wesentlich unterscheiden.

2. *Lonchopteris* BRONGN. (Fig. 62). Genau wie *Alethopteris*, aber Maschenaderung. Die Maschen sind bald enger polygonal (*Eulonchopteris*) wie bei *L. rugosa* und *Bricei* BRONGN. und einigen andern, bald langgestreckt und weniger auffallend und zahlreich (*Lonchopteridium*), wie bei *L. eschweiliana* ANDR. und *conjugata* GÖPPERT. *Eulonchopteris* kommt nur im mittleren Teile des mittleren produktiven Karbon vor (s. Tabelle, S. 84, 85), dagegen *Lonchopteris eschweiliana* meist darunter. Erstere sind sehr wichtige Leitfossilien. Die Arten der zweiten Gruppe bilden eine Art Übergang zu *Alethopteris*. Die meisten *Lonchopteris*-Arten sind auf die paralischen Kohlenbecken des varistischen Bogens beschränkt.

3. Anhang: *Palaeoweichselia Defrancei* (BRONGN.) POT. u. GOTH., (Fig. 61). Diese isolierte, monotypische, nur in der (unteren) Flammkohle des Saarbeckens vorkommende Gattung ähnelt äußerlich am ehesten einer *Pecopteris*; der Aderung nach steht sie zwischen *Alethopteris* und *Lonchopteris* (Maschen manchmal fehlend). Sie wurde früher bald als *Lonchopteris*, bald als *Pecopteris* bezeichnet und ist zweifellos wie die obigen kein Farn, sondern eine Pteridosperme. Sie ist eine ausgesprochene Lokalpflanze.

## V. Callipterides

Aufbau meist fiederig, am Gipfel oft gabelig oder dazu tendierend. Fiedernform pecopteridisch bis alethopteridisch bis sphenopteridisch, mit Zwischenfiedern; Aderung meist alethopteridisch. Zweifellos keine Farne, sondern Pteridospermen. Die ganze Gruppe kommt nur im oberen produktiven Karbon und Rotliegenden vor, seltene Nachläufer im unteren Zechstein (Kupferschiefer).

1. *Callipteridium* WEISS. Fiedern wie bei der *Eu-Pecopteris*-Gruppe (Fig. 64 u. 85) meist senkrecht abstehend, Zwischenfiedern oft unregelmäßig geformt. Wenige Arten im oberen produktiven Karbon (*C. pteridium* SCHLOTH. sp., Fig. 85) und Rotliegenden (*C. gigas* GUTB. sp.).

2. *Callipteris* BRONGN. Fiedern alethopteridisch, übergehend zu sphenopteridischen Formen. Die Gattung ist dadurch etwas inhomogen, daß Wedel mit anscheinend nahe der Basis gabeligen Achsen auch dazu gezählt werden. Wichtigste Leitfossilien des Rotliegenden, einige Nachläufer im Zechstein (Kupferschiefer). Am häufigsten ist meist *C. conferta* BRONGN. (Fig. 86), die meisten anderen Arten viel seltener, wie *C. Naumannii* GUTB., *C. lyratifolia* GÖPP. sp., *C. Raymondi* u. a. m.; *C. Martinsii* im Kupferschiefer.

Formen, die *C. conferta* ähneln, finden sich im Mesozoikum unter *Lomatopteris*, auch *Ctenopteris*, manchen Thinnfeldien, die aber sonst mit *C.* nichts zu tun haben.

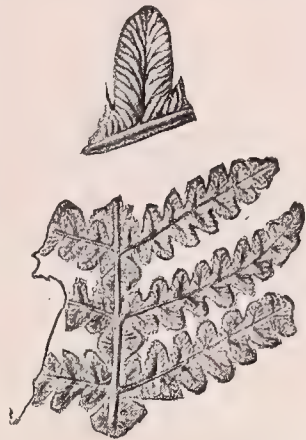


Fig. 85. *Callipteridium pteridium* SCHLOTH. sp.  
Oben ein Blättchen  
schwach vergr.  
Oberes Prod. Karbon.

## VI. Odontopterides

Formen mit pecopteridischen, alethopteridischen und z. T. neuropteridischen Fiedern mit Paralleladerung, Basalfiedern oft neuropteridisch oder *Mariopteris*-ähnlich. Verzweigung fiederig, Aufbau indes



Fig. 86. *Callipteris conferta* STERNB. sp. Wichtiges Rotliegend-Leitfossil.

bei den meisten nicht vollständig bekannt, vollständig allein bei *O. minor* mit eigentümlich gabeligem Wedel. Alle Arten waren keine Farne.



Fig. 87. *Odontopteris* aff. *Reichiana* GUTB. Oberes Prod. Karbon (Saarrev.).

1. *Odontopteris* BRONGNIART. Fiedern meist flach, zart, dreieckig bis mehr parallelrandig, meist ziemlich groß. *Od. Brardi* BRONGN., *O. minor* BRONGN., *O. Reichiana* GUTB. mit dreieckigen Fiedern; *O. subcrenulata* ROST sp., *osmundaeformis* SCHLOTH. sp., *genuina* u. a. mit mehr rundlichen Blättchen. Alle Arten im oberen produktiven Karbon (selten tiefer) und Rotliegenden (Fig. 87).

Interessant ist die Wedelstruktur von *O. minor* mit der Wedelgabelung und Aphlebien oder *Cyclopteris*-ähnlichen Basalfiedern. Die Wedelstruktur erinnert im Prinzip an die von *N. heterophylla*, aber auch an die von *Mariopteris* (Fig. 88).

2. Anhang: *Margaritopteris* GOTH. Äußerlich wie eine *Sphenopteris* oder kleine *Pecopteris* mit stark gewölbten Blättchen aussehend,



Fig. 88. *Odontopteris minor* in  $\frac{1}{3}$  der natürl. Größe. Frankreich: Ottweiler Schichten.  
(Nach ZEILLER.)

die kleinen Blättchen aber mit Paralleladerung; Aufbau anscheinend gabelig an der Wedelbasis, mit *Cyclopteris*-Fiedern daran, darin etwas

an *Od. minor* erinnernd. Früher wurde die Art zu *Odontopteris* gestellt, sie stellt indes einen eigenen Typus dar. Nur im Saarrevier (mittl. Flammk.) häufig, eine Abart in Oberschlesien, sonst sehr selten.



Fig. 89. Vollständigstes bekanntes Stück einer imparipinnaten *Neuropteris* (*N. heterophylla*). Ruhrbecken. Kopie nach v. ROEHL. Orig. in Münster.



## VII. Neuropterides

Blättchen neuropteridisch, große, bis 4fach gefiederte, meist stark differenzierte Wedel zusammensetzend. Aderung fiederig oder maschig. Sehr artenreiche Gruppe des Karbon (und Rotliegenden). Man pflegte



Fig. 90. Fruktifikationen von *Neuropteris heterophylla* BRONGN. Links: Kupula eines Samens; unten 2 Blättchen. Rechts: Als Mikrosporophylle angesehene Fruktifikation, dabei *Neuropteris*-Blättchen. Engl. Karbon. (Nach KIDSTON.)

bisher die maschig geaderten Formen (*Linopteris*) den fiederig geaderten (*Neuropteris*) gleichberechtigt gegenüberzustellen, indes mit Unrecht. Wie neuere Untersuchungen nahegelegt haben, müßte die



Fig. 91. *Neuropteris heterophylla* BRONGN. Mittl. Prod. Karbon.

Fig. 92. *Neuropteris Schlehani* STUR. Unt. Teil des Mittl. Prod. Karb. *b* Fieder vergr.

Teilung dieser Gruppe nach dem Wedelaufbau vorgenommen werden, wovon gleich die Rede sein wird, ohne Rücksicht auf die Aderung. Was wir von den Fruktifikationen wissen, weist ebenfalls darauf hin. Indes soll hier mit der Tradition zunächst nur

insofern gebrochen werden, als *Linopteris* und *Neuropteris* in eine Gruppe gebracht werden: *Neuropterides*, die Gattungen aber in dem bisherigen Sinne beibehalten werden; die oben angedeuteten Gruppen nach dem Wedelaufbau sind dann innerhalb der Gattungen getrennt.

Nach diesem kann man zwei wohl natürlichen Gattungen entsprechende Gruppen der Neuropteriden unterscheiden, paripinnate (paarig gefiederte) und imparipinnate (unpaarig gefiederte) Wedel. Erstere (Fig. 72) zeigen Zwischenfiedern, zwei Endblättchen und meist auch zwei Endzweige; von ihnen kennt man bisher an Fruktifikationen nur Microsporophylle (*Potonia*): die imparipinnaten haben nur ein Terminalblättchen, keine Zwischenfiedern und an der Wedelbasis die größeren runden *Cyclopteris* genannten Fiedern. Bei dieser Gruppe kennt man Samen mit Cupula und Microsporophylle (Pollenträger, Fig. 90). Beide Gruppen sind also keinesfalls Farne, sondern *Cycadofilices*. Die Achse der imparipinnaten Arten ähnelt der von *Alethopteris* und *Lonchopteris* und dürfte ebenfalls *Medullosa* und *Myeloxylon* sein. Im



Fig. 93. *Neuropteris gigantea* STERNB. sp. Mittl.  
Prod. Karbon.



Fig. 94. *Linopteris Brongniarti* GUTB. sp. Mittl.  
Prod. Karbon.

Karbon sehr häufige Gruppe, im Kulm beginnend, im Rotliegenden erlöschend.

1. *Neuropteris* (inkl. *Neurodontopteris* POT., *Neurocallipteris* STERZEL und *Neuralethopteris* CREMER). Aderung fiederig (oder selten fächerig).

a) Imparipinnate Gruppe. Enthält die gemeinsten Arten des mittleren produktiven Karbons wie *N. heterophylla* BRONGN. (Fig. 90 u. 91), *N. tenuifolia* SCHLOTH. sp., *N. Schlehani* STUR (in dessen unterem Teil), *N. rarinervis* BUNB. und *ovata* HOFFM. der obersten westfälischen Stufe u. a. m. (Fig. 92). Die älteste Art der Gruppe gehört auch hierher: *N. antecedens* im Kulm. Am Gipfel der Wedelteile sitzen die Blättchen bei manchen Arten breit (alethopteridisch bis odontopteridisch) an wie bei *N. obliqua* (mittleres Westfalien) und *N. ovata*. Näheres über die Fruktifikationen der Gruppe s. bei Pteridospermae.

b) Paripinnate Gruppe. Weniger artenreich, aber die eine Art sehr häufig, oder gemein: *N. gigantea* STERNBG. im mittleren produktiven Karbon, andere Arten viel seltener (Fig. 72, 93). Die Blättchen dieser Gruppe reißen viel leichter ab als die der vorgenannten, daher bedecken sie oft in Massen die Schichtflächen. Hierzu gehören die als *Potoniaea* bezeichneten Microsporophylle (vergl. die Zusammenstellung von P. BERTRAND, Ann. Soc. Geol. Nord, 1912, S. 113).

2. *Linopteris*. Aderung maschig; die Arten sonst im Aufbau und der Blättchenform den *Neuropteris*-Arten absolut gleich (vergl. *Alethopteris* und *Lonchopteris*).

a) Imparipinnate Gruppe. *L. Münsteri* EICHW. sp. der obersten westfäl. Stufe, *L. Germari* des Permokarbon und einige andere. Bei ersterer sind auch *Cyclopteris*-Fiedern bekannt.

b) Paripinnate Gruppe. *L. neuropteroides* GUTB. und *obliqua* BUNB. u. a., des oberen Westfalien (Fig. 94), auch schon im mittleren beginnend. Neuerdings hat man ganz ähnliche Microsporophylle wie bei *N. gigantea* (s. oben) mit *L. obliqua* vergesellschaftet gefunden, was um so mehr für eine Verwandtschaft der paripinnaten Gruppen von *Neuropteris* und *Linopteris* spricht. —

Eine besondere Stellung scheinen gewisse Arten einzunehmen, von denen die durch ihre Behaarung merkwürdige *N. Scheuchzeri* HOFFM. des oberen Westfalien zu nennen ist.

3. *Cyclopteris* BRONGN. Als solche bezeichnet man die sich meist isoliert findenden großen runden radialstrahlig geaderten Blätter, die, wie man aus größeren Stücken (Fig. 89) weiß, die Basis der Neuropteriden-Stengel bekleidet haben. Sie gehören nur den imparipinnaten Arten an, und zwar sowohl den *Neuropteris*- wie den *Linopteris*-Arten, im letzteren Falle dann ebenfalls mit Maschenaderung. Zu *N. heterophylla* gehört z. B. *C. orbicularis* BRONGN.; daneben gibt es noch einige Arten, die nach der Form und Aderung unterschieden werden (*C. trichomanoides* BRONGN., *densa* ZEILL. u. a.).

## VIII. Taeniopterides

Wedel meist einfach, lang zungenförmig, mit Fiederaderung.

1. *Taeniopteris* BRONGN. (ausschließlich *Marattiopsis* SCHIMPER!). Wedel meist undifferenziert, lang-bandförmig, oft fußgroß, mit Fiederaderung (Fig. 60). Ebenfalls keine Farne, sondern wenigstens die mesozoischen zum großen Teile Cycadophyten, wie *Taen. vittata* BRONGN. mit gewellten Epidermiszellen. Andere *T.*-Arten des Keupers zeigen aber andere Epidermisstruktur (polygonale Zellen) und dürften einer anderen natürlichen Gattung angehören. Die ersten Arten treten im

Permokarbon auf wie *T. jejunata* GR. E., *T. multinervis* WEISS (Rotl.); ob diese mit den späteren in natürlicher Verwandtschaft stehen, ist fraglich. Die meisten Arten im Mesozoikum, namentlich im Rhät-Jura (*T. vittata* BRONGN., *T. tenuinervis* usw.); eine Art, *T. Eckardti* (vielleicht zu *Lesleya* gehörig, Fig. 95), im Kupferschiefer. Sehr große Arten werden als *Macrotaeniopteris* bezeichnet.

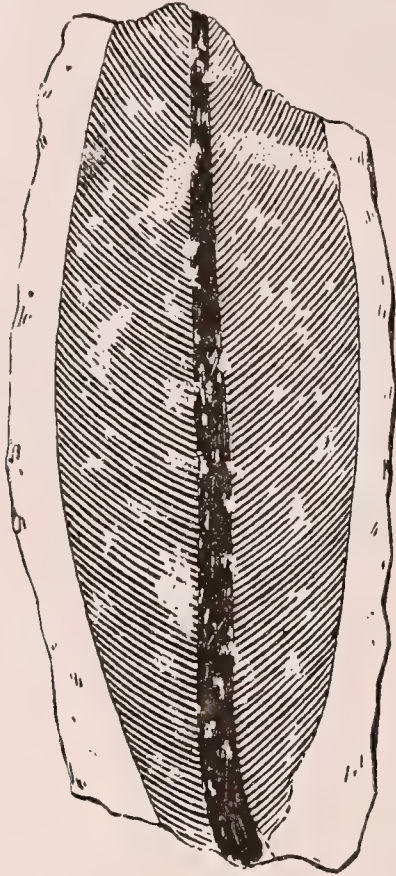


Fig. 95. *Taeniopteris Eckardti*  
GERMAR. Kupferschiefer von  
Mansfeld.

2. *Lesleya* LESQUEREUX. Ähnlich *Taeniopteris*, aber mit dicker Mittelader, sehr schräg aufsteigenden Seitenadern; Blatt am Grunde langsam verschmälert. Es ist gewissermaßen eine *Glossopteris* mit Fiederaderung. Permokarbon. Bis zu gewissem Grade *Lesleya* ähnlich ist *Palaeovittaria* FEISTMANTEL der Gondwana-Flora (meist Permokarbon), ohne Mittelader.

## IX. Glossopterides

Wedel stets einfach, öfter sehr groß, lang-zungenförmig, mit abgestumpftem Gipfel und allmählich eingezogener Basis, öfters mit kurzem Stiel. Mittelader vorhanden oder fehlend, Aderung stets einfachmaschig.

Wir haben hier die folgenden Gattungen zu einer Gruppe zusammengefaßt, obwohl eine nähere Verwandtschaft durch die Art der fertilen Organe nicht gewährleistet ist, über die überhaupt nichts Genaueres bekannt ist (s. unter *Glossopteris*). Es ist jedoch bei den vielen Übereinstimmungen, die die hierhergehörigen Formen in der Gestalt, der Aderung, dem Vorkommen in geologischer und geographischer Beziehung, wohl ein Bedürfnis und auch Grund vorhanden, die betreffenden Typen vorläufig in einer Gruppe zusammenzufassen. Das Vorkommen der ganzen Gruppe ist auf die Gondwanagebiete und zwar vornehmlich auf die unteren Schichten dieser Flora beschränkt, wiewohl stellenweise Residua sich bis zum Rhät-Jura verfolgen zu lassen scheinen.

1. *Glossopteris* BRONGN. (Fig. 96a). Blätter stets mit Mittelader; Adermaschen langgestreckt oder kürzer polygonal, wonach u. a. verschiedene Arten unterschieden werden: *Gloss. indica* SCHIMP. mit sehr schmalen langen Maschen, *Gloss. Browniana* BRONGN. mit weniger schmalen, *Gl. retifera* FEISTM. mit mehr stumpfpolygonalen Maschen

usw. Außer diesen großen eigentlichen Wedeln besaß *Glossopteris*, wie ZEILLER fand, noch an der Basis schuppenförmige kleinere Blätter, die mit den großen am Rhizom befestigt waren; sie zeigen öfters Übergänge zu den normalen Blättern.

Noch niemals hat man eine Art mit Resten von Sori oder Sporangien gefunden — oder es lagen irrtümliche Angaben vor. ARBER hat (1905) eigentümlich schuppen- bis säckchenförmige Organe bekannt gemacht; diese hat er als Sporangienkapseln von *Glossopteris* gedeutet. Es ist jedoch nichts von dem Inhalt dieser Schuppen bekannt, auch nicht, ob



Fig. 96. *a* *Glossopteris Browniana* BRONGN., *b* *Gangamopteris cyclopteroides* FEISTM., *c* *Vertebraria indica* ROYLE, Rhizom zu *a* (*b* nach ARBER).

man sich Homosporie oder Heterosporie bei *Glossopteris* vorzustellen hat. Ob *Glossopteris* überhaupt als Farn anzusehen ist, bleibt nach wie vor zweifelhaft; vielleicht sind es gar keine echten Farne gewesen mangels jeglicher Andeutung von Sori auf den Blättern. SEWARD hat die Vermutung ausgesprochen, daß ein mit sekundärem Dickenwachstum versehenes Stämmchen aus Permokarbon von Neu-Süd-Wales (*Blechnoxylon talbragarensense* ETHER.) vielleicht den Stammtypus von *Glossopteris* repräsentieren könnte, und dann könnte man auch eine Zugehörigkeit zu den Pteridospermen in Frage ziehen.

Die Rhizome von *Glossopteris* sind unter dem Namen *Vertebraria* ROYLE schon länger bekannt, aber erst ZEILLER (1896) und OLDHAM

(1897) erkannten den Zusammenhang. Das Äußere von *Vertebraria* ist recht merkwürdig, und besonders ZEILLER hat (nebst OLDHAM) eine sinngemäße Deutung der sichtbaren Skulpturen gegeben (Fig. 96c): von dem Zentrum des Rhizoms gingen strahlig nach außen keilförmige Segmente ab, die in den Abdrücken durch den Durchtritt der Leitbündel in die Blätter quergegliedert erscheinen, die an dem Rhizom außen ansaßen. Nach SEWARD sollen die Blätter auch büschelförmig am Ende kleiner Stämmchen gesessen haben. ZEILLER vergleicht die *Vertebraria*-Struktur mit den Stämmchen von *Struthiopteris germanica*. *Glossopteris* kommt zunächst in den unteren Gondwana-Schichten (mit *Gangamopteris*) vor, dann in den permo-triassischen Schichten darüber (Damuda-Series Indiens); sehr selten, wie in Tonkin, noch als Residuum im Rhät. Auch im nördlichen Rußland ist die Gattung mit anderen Gondwanapflanzen bekannt, worüber am Schluß des Buches zu vergleichen ist. Die Angabe von MC COY über das Vorkommen im Unterkarbon ist zweifelhaft.

2. *Gangamopteris* MC COY (Fig. 96b). In der Form der vorigen Gattung ähnlich, aber oft unregelmäßig, ungestielt, ohne Mittelader, Rand öfters etwas buchtig. Die häufigste Art ist *G. cyclopteroides* FEISTM. Ob die neuerdings von ZALESSKY aus Sibirien zu *Gangamopteris* gezogenen in der Form abweichenden Typen hierher gehören, ist wohl noch zweifelhaft. Nur in den unteren (permokarbonischen) Schichten der Gondwana-Gebiete; Näheres über die geographische Verbreitung am Schluß des Buches. Über die fertilen Organe ist noch weniger bekannt als von *Glossopteris*.

3. *Belemnopteris* FEISTM. Aderung maschig (*Glossopteris*-ähnlich), Blatt etwas pfeilförmig, mit einer Mittel- und zwei abwärts gehenden Hauptadern. Nur in der Trias Indiens; am besten zu den *Glossopteriden* zu stellen.

## X. Farnstämme und Rhizome

Fossile Farnstämme sind sowohl als Abdrücke wie in strukturbietenden Stücken zahlreich bekannt, seltener sind Rhizome oder solche Stämme, deren Rhizomnatur nachweisbar ist. In vielen Fällen kann man die Zugehörigkeit solcher Stämme zu gewissen lebenden oder ausgestorbenen Farnfamilien nachweisen, in anderen bleibt sie unsicher oder weniger gesichert. Einen Teil dieser Fossilien haben wir schon gelegentlich der Besprechung der betreffenden Familien kennen gelernt, wie z. B. Osmundaceenstämme, Cyatheaceenstämme, indes bleibt doch noch eine größere Anzahl zu besprechen, deren Zugehörigkeit sich z. T. nicht mit absoluter Sicherheit feststellen läßt. Hierher gehören die als *Rhizomopteris* SCHIMPER bezeichneten Rhizome, gewisse meist zu

Cyatheaceen gerechnete Stämme aus der Kreide, die Knorripterideen des Muschelkalkes und besonders die Psaronieen oder Staarsteine des Permokarbon. Für diese letzteren besteht ja nun heute in den meisten



Fig. 97. *Caulopteris* mit noch anhaftenden Wedeln von *Pecopteris Sterzeli* ZEILLER.  
(Nach ZEILLER, ca.  $\frac{1}{14}$ .) Permokarbon von Commentry.

Fällen wohl kein Zweifel, daß ihre Belaubung größtenteils in Pecopterideen bestand, die zu den *Marattiales* gehörten, und so hätte man die Stämme bei dieser Familie abhandeln können. Wenn dies nicht

geschieht, so hat das seinen Grund darin, daß wir nicht alle derartigen Stämme mit Gewißheit auf diese Gruppe beziehen können. ZEILLER hat nämlich (Flore fossile de Commeny 1888, S. 173ff.) in *Pecopteris Stenzeli* eine Art bekannt gemacht, die die Rachiden noch an einem *Caulopteris*-Stamm ansitzend zeigt (Fig. 97). Der Form der Fiedern nach ist sie mit *Pecopteris Pluckenetii* SCHLOTH. sp. verwandt, einem Typus, der sich neuerdings als zu den Pteridospermen (*Cycadofilices*) gehörig herausgestellt hat. Sie hat ferner mit den Pecopterideen, die zu den *Marattiales* gerechnet werden (*Eu-Pecopteris*, S. 92) gar keine Ähnlichkeit und ist auch fertil unbekannt. Es ist also sehr wohl möglich, daß *Caulopteris* auch andere als *Marattiales*-Wedel getragen hat, und wenn das für *Caulopteris* gilt, so besteht diese Möglichkeit auch für die Psaronieen mit Wurzelmantel, deren Stamm ja z. T. durchaus *Caulopteris*-Gepräge hat. Wir beginnen mit den Psaronieen als den wichtigsten fossilen Farnstämmen überhaupt und behandeln zunächst die als Abdruck gefundenen Reste, bei denen die Zugehörigkeit zu dieser Familie vielleicht nicht immer sicher ist, besonders bei den älteren Typen, dann folgen die strukturbietenden Stämme, die sich im Rotliegenden zahlreich finden.

Betreffs der Verwandtschaft der Psaronieen mit den *Marattiales* in anatomischer Hinsicht ist besonders die Arbeit von RUDOLPH zu erwähnen (Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien, Bd. 78, 1905), der eine weitgehende Übereinstimmung zwischen Psaronieen und *Marattiales* im Verlaufe der Leitbündel und im Bau der Wurzel feststellte. Solche Beziehungen waren übrigens bereits CORDA, STENZEL und anderen älteren Autoren bekannt.

## Psaronieae

### a) Abdrücke

*Caulopteris* LINDL. u. HUTTON<sup>1)</sup>. Narben der Wedelstiele oder Blattfüße spiralig, meist dicht gestellt; auch Stämme (*Caul. aliena* ZEILL. mit vier Längszeilen (s. auch unter *Psaronius*) rechnet man hierher. Blattnarben meist höher als breit. Zuweilen sind die meist als Steinkerne mit kohligem Überzug erhaltenen Stämme noch mit den als kohlige streifige Außenrinde erhaltenen Luftwurzeln bedeckt (*Psaronio-caulon* GR. EURY), deren Abgangsstellen sich als kreis-napfförmige, kleine Stellen auf der epidermalen Fläche kenntlich machen können. Die Narben (Fig. 98c u. 100) zeigen je ein großes, hufeisenförmiges

<sup>1)</sup> Im weiteren Sinne wird *Caulopteris* auch für Farnstämmen jüngerer Formationen ähnlicher Natur gebraucht, wobei also *Caulopteris* zum Sammelnamen für Farnstämmen mit spiralig gestellten Blattnarben wird. Einige von diesen hat man aber schon lange bei bestimmten Familien unterbringen können wie *Protopteris*, *Alsophilina* usw.



(körperlich gedacht also rinnenförmiges), als dünne Linie parallel der Außenkontur der Narbe verlaufendes Leitbündel, das oben offen ist und dessen Enden nach innen eingebogen sind (z. B. *C. Fayoli* ZEILL.). In anderen Fällen (Fig. 98 *a, b*, *C. peltigera* BRONGN.) ist das Leitbündel oben geschlossen, das dann also eine Röhre darstellt und auf der Narbe ellipsen- bis kreisförmig erscheint; unterhalb des Gipfels, innerhalb dieses Außenbündels befindet sich dann ein mehr oder minder strich- bis W-förmig gestaltetes Innenbündel.

Als *Ptychopteris* CORDA (Fig. 99) bezeichnet man Abdrücke ent-rindeter *Caulopteris*-Stämme, bei denen der außerhalb der Sklerenchymbandzone des Stammes (s. *Psaronius*) befindliche Teil entfernt ist. Die nach außen tretenden Blattspuren sind weniger scharf umgrenzt und

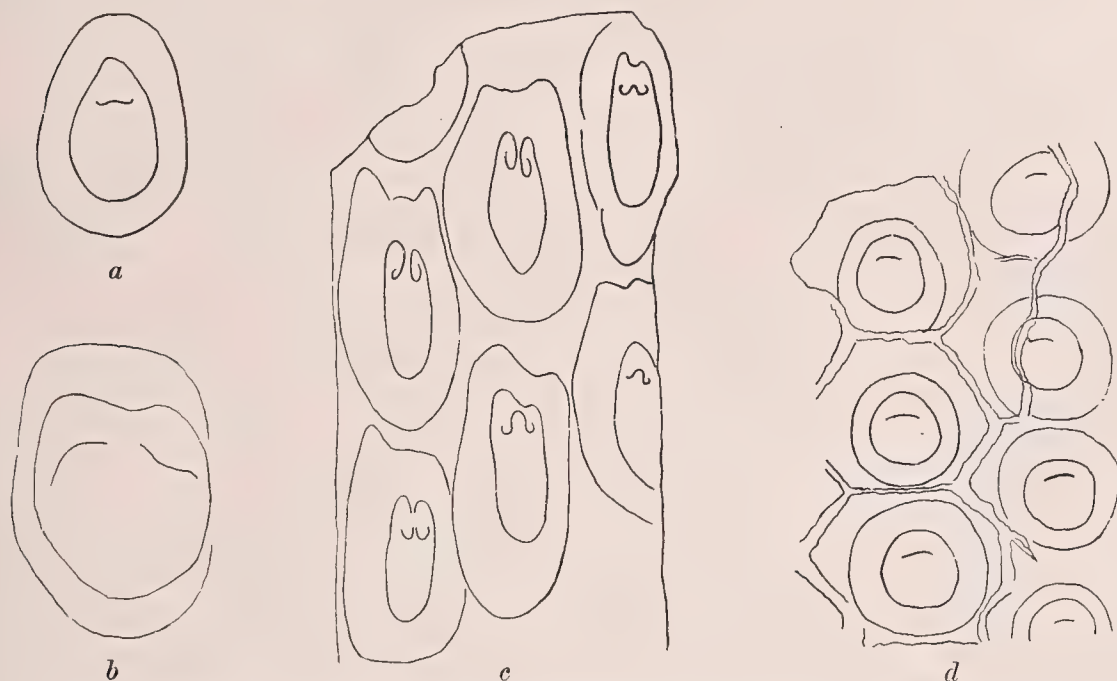


Fig. 98. *Caulopteris*-Narben und Stammoberflächen in  $\frac{1}{3}$ . *a* *C. peltigera* BRONGN., *b* *C. aliena* ZEILL. (vierzeilig), *c* *C. varians* ZEILL., *d* *C. patria* GR. E. (Nach ZEILLER.)

zeigen sich umgeben von einer zweiten unten offenen Kontur, dem das Bündel z. T. umgebenden Sklerenchymband entsprechend; außerdem ist die Oberfläche durch die zahllosen außerhalb befindlichen Wurzelabdrücke längsgestreift. ZEILLER hat *Ptychopteris* und *Caulopteris* an einem und demselben Stück beobachtet. Einen besonderen *Caulopteris*-Typ stellt die aus dem sächsischen Karbon stammende *Palaeopteris* H. B. GEIN. dar. *Caulopteris* im eigentlichen Sinne ist in den höheren Schichten des produktiven Karbons und im Rotliegenden bekannt.

*Megaphyton* ARTIS. Stammreste mit nur zwei gegenständigen Reihen von Blattnarben, die im übrigen denen von *Caulopteris* ähneln (Fig. 100). Die durch *Caulopteris* und *Megaphyton* vertretenen Typen mit spiralig gestellten, vierzeiligen und zweizeiligen Blattnarben finden

wir unter den strukturbietenden Stammresten ebenfalls in typischer Form vertreten.

Auch aus dem Kulm werden Megaphyten angegeben (z. B. POTONIE, Silur- und Kulmflora, 1901, S. 77), sie dürften aber schwerlich mit den obigen Megaphyten irgend etwas zu tun haben; die Blattspurnarben stehen zweizeilig, haben aber nichts Farnähnliches, am wenigsten Psaronieenähnliches, an sich. Es sind entrindete Steinkerne; die Blattspuren zeigen steile Aufwärtsrichtung und deutliche Zweiteilung. Es gibt nun im Kulm unter den Zygopterideen eine Anzahl Farnspindeln, die gerade diesen Verzweigungstypus haben, aber diese dürften z. T. wegen der Größe der Steinkerne nicht in Frage kommen; so ist am wahrschein-



Fig. 99. *Ptychopteris macrodisca* (BRONGN.) CORDA, entrindete Caulopteris. (Nach ZEILLER.)



Fig. 100. *Megaphyton McLayi* LESQU. ( $\frac{1}{3}$ ). (Nach ZEILLER.)

lichsten, daß diese „Megaphyten“ größtenteils mit *Protopitys* zusammenhängen, die ebenfalls diese Verzweigung zeigt und auch im Kulm vorkommt.

#### b) Strukturbietende Reste.

*Psaronius* COTTA. (Wichtigste Literatur: STENZEL, Nova Acta Ac. Leopold. XXIV, S. 823, 854 und der Abschnitt in GÖPPERT'S Permflora 1864; ZEILLER, Bass. houill. Autun et Epinac, 1890; SOLMS LAUBACH, Zeit. Bot. 1911, S. 721, namentlich 755). Die Psaronien oder Staarsteine sind mit Struktur erhaltene (verkieselte) Farnstämme, meist von einem Luftwurzelmantel umgeben (Fig. 102), der nur sehr selten fehlt, und stellen die anatomisch erhaltenen Stücke zu den eben besprochenen

*Caulopteris*- und *Megaphyton*-Stämmen dar. Bis jetzt sind Psaronien fast ausschließlich im Rotliegenden gefunden worden, viel seltener im produktiven Karbon. Die Anatomie möge an Hand der Fig. 101 erläutert sein. Der Stamm zeigt sich umgeben von einem Mantel von (Luft-)Wurzel-

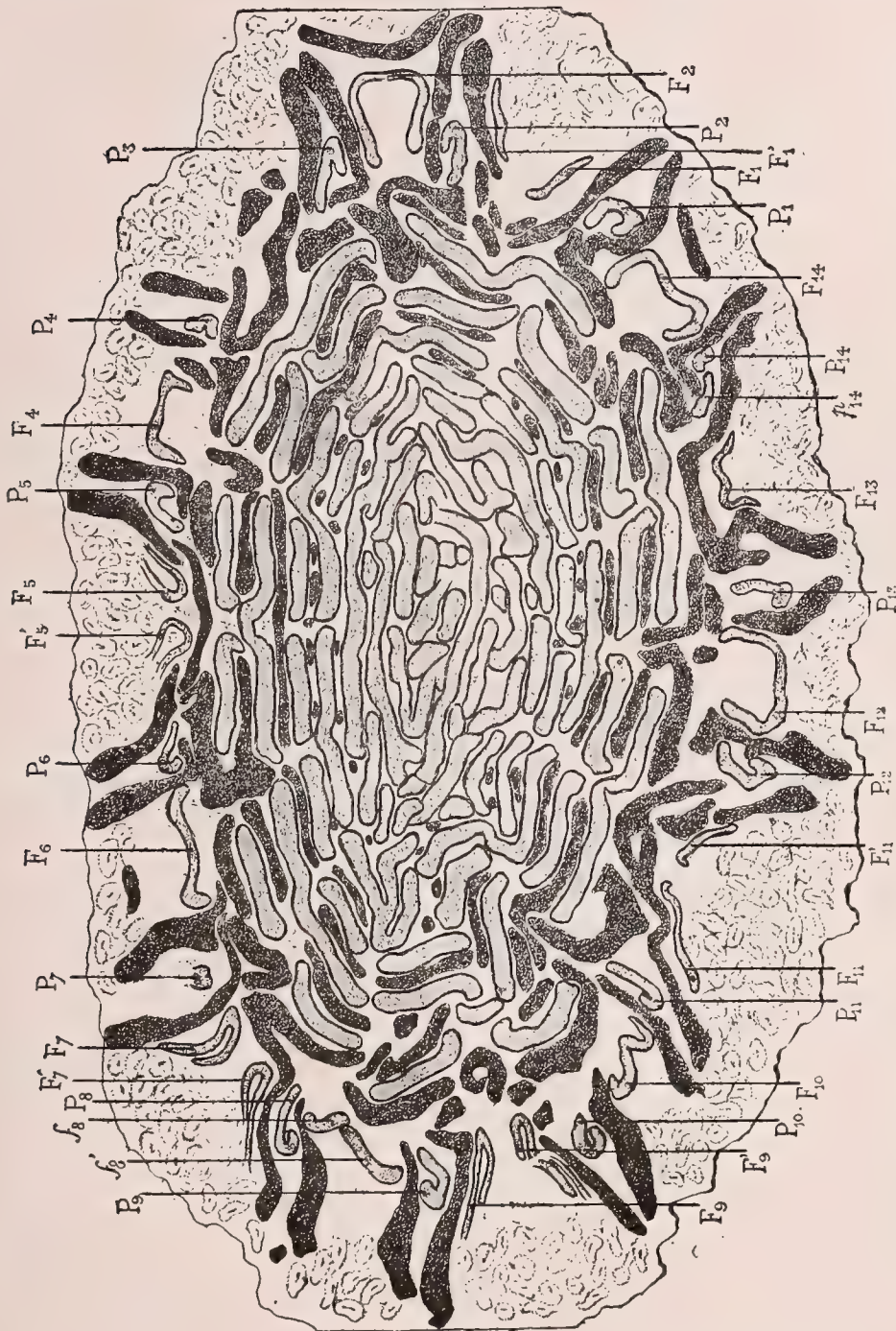


Fig. 101. *Psaronius infarctus* UNGER (nach ZEILLER), Querschliff durch den Stamm und einen Teil des Wurzelmantels. Schwarz: Skelettstränge; grau: Leitbündel bzw. Blattspurbündel ( $F_1$ — $F_{14}$ ).  $P_1$ — $P_{14}$  periphere Stelen.

querschliffen, die im Zentrum ein 5—7strahliges Leitbündel enthalten, von einer Parenchymschicht und dann von einer Sklerenchymscheide umgeben. Der Stamm ist erfüllt von bandförmigen konzentrisch angeordneten Leitbündeln, die, wie in der Figur, entweder dicht oder lockerer angeordnet sein können, eingebettet in ein Parenchymgewebe;

sie anastomosieren hin und wieder miteinander und setzen sich aus Treppenhydroiden wie bei anderen Farnen zusammen, umgeben von Phloëm. Gegen die Rinde zu zeigt der Stamm eine Anzahl von Skelettbändern, die die Leitbündel begleiten und einhüllen; bei einigen Arten kommt es zur Bildung eines zusammenhängenden Sklerenchymringes um den zentralen Stamm, sehr selten findet man auch im Innern des Stammes Sklerenchym. Die Blattbündel zeigen sich gekrümmt, mit der Konkavität nach dem Stamminnern zu. Sie entspringen aus den Stellen der Anastomosen der äußeren Stammlleitbündel. Der Abgang der Blattspuren war bei einigen Arten recht kompliziert, indem die „peripherischen Stelen“, die äußeren Stammbündel (Fig. 101,  $P_{1-14}$ ), nicht einfach Bündel an die Blätter abgaben, sondern von den zunächst abgegebenen Blattbündeln nur gewisse Teile sich zu solchen vereinigten, während ein weiterer Teil im Stamme zurückblieb (vergl. ZEILLER, a. a. O. S. 182—184). Sehr merkwürdig ist nun die Struktur der Rinde mit den Wurzeln. Diese sind

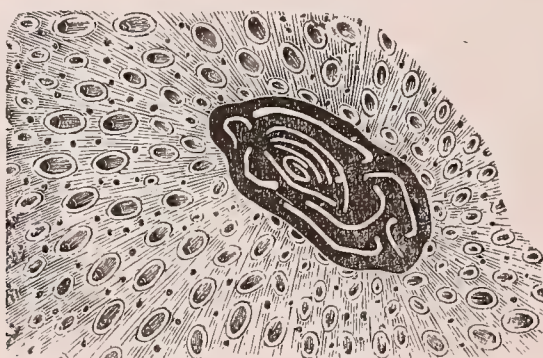


Fig. 102. *Psaronius*-Querschnitt mit Wurzelmantel (schematisch).

nämlich nicht frei, sondern — wenigstens in der dem Stamme anliegenden Partie — in ein parenchymatisches Gewebe „eingebettet“. An der Bildung dieses „Füllgewebes“ sind nach neueren Untersuchungen von SOLMS-LAUBACH (a. a. O.) Stammeristeme sowie auch die Wurzeln selber beteiligt. Von diesen Meristemen ist aber bei der schnellen und vollständigen Verwachsung der Meristeme an den Fossilien nichts mehr zu sehen.

Was die Gruppierung der Psaronien anlangt, so hat man die alte STENZELSche verlassen, der die Psaronien einteilte nach der Beschaffenheit des Parenchyms in den Würzelchen, ob dieses lakunös oder kompakt war (Sekt. *Asterolithi* und *Helmintholithi*), und sich der ZEILLERschen, auf die Stellung der Leitbündel gegründeten angeschlossen, die dasselbe Prinzip verfolgt wie die Unterscheidung von *Caulopteris* und *Megaphyton*.

Man teilt demgemäß die Psaronien ein in:

1. *Ps. polystichi* mit mehreren Blattzeilen, *Caulopteris* im eigentlichen Sinne entsprechend (also außer der 4zeiligen *C. aliena*

ZEILL.). Hierher gehören die meisten Psaronien, wie *Ps. infarctus* UNGER (Fig. 101). *Ps. Freieslebeni* CORDA, *Ps. bibractensis* REN. usw.).

2. *Ps. tetrastichi* mit 4zeiliger Beblätterung (z. B. *Ps. brasiliensis* BRONGN., *Ps. asterolithus* COTTA u. a.). Als Abdruck ist nur ein Analogon bekannt: *Caul. aliena* ZEILL.
3. *Ps. distichi* mit 2 Blattzeilen, also *Megaphyton* entsprechend (z. B. *Ps. musaeformis* COTTA, *Ps. Brongniarti* ZEILL. u. a.).

Daß die Skulptur der Psaronien-Stämme wirklich die von *Caulopteris* usw. darstellt, ist übrigens durch von ZEILLER u. a. beschriebene Stücke noch direkt erwiesen (a. a. O. t. XV, 2; XVIII, 1).

Die Blattstiele zu *Psaronius* sind ebenfalls und zwar zusammen mit Pecopteriden-Wedeln (im Oberkarbon des französischen Zentralplateaus) gefunden worden und von GRAND'EURY mit dem Namen *Stipitopteris* bezeichnet worden, als Abdrücke wie auch in strukturierten Stücken (GRAND'EURY, Bass. houiller de la Loire 1877, S. 79). Sie zeigen ganz ähnliche Skulpturen wie die Blattnarben der Caulopteriden.

### Tieteaceae

Als *Tietea singularis* hat SOLMS (Zeitschr. f. Botanik 5, 1913, S. 673) einen eigenartigen Farnstammtypus aus dem Permokarbon von Brasilien beschrieben, der am besten wohl als Repräsentant einer eigenen Familie aufgefaßt wird, jedenfalls den Psaronieen doch zu fremd gegenüber steht, um mit diesen vereinigt werden zu können. Der Stamm zeigt im Innern zahlreiche zylindrische anastomosierende Stelen und außen einen Wurzelmantel mit Füllgewebe, also ähnlich wie *Psaronius*. Abweichend von diesem ist besonders die Ausbildung des zentralen Stelennetzes, die Entwicklungsweise der Blattspuren und die Bildung der Adventivwurzeln. Ein weiterer, noch unbeschriebener Stamm ebendaher soll nach SOLMS vielleicht ein Zwischenglied zwischen Psaronien und *Tietea* bilden. —

Anhangsweise sei hier noch ein in seiner Verwandtschaft unklarer Farnstammtypus genannt: *Tempskya* CORDA, von dem neuerdings KIDSTON u. GWYNNE-VAUGHAN ein besser erhaltenes Stück bekannt gemacht haben. Eine Menge kleiner Stämmchen, zwischen Wurzeln eingebettet, dichotom verzweigt, trägt auf der einen Seite zwei Reihen Blätter, auf der anderen die genannten Adventivwurzeln. Das Xylem der Stämmchen ist ringförmig, das der Blattbündel hufeisenförmig. Die Pflanze, jedenfalls ein echtes Farngewächs, soll aufrecht gestanden haben, die Stämmchen unten mit dem Wurzelmantel umhüllt, oben frei (vergl. Verh. kais. russ. miner. Ges. 48, 1911). Die Tempskyen werden aus permokarbonischen und Wealden-Schichten(?) angegeben.

**Knorripterideae** (Fig. 103)

*Knorripteris Jutieri* (RENAULT) P. BERTRAND (= *Adelophyton Jutieri* REN., *Knorripteris Mariana* MICHAEL sp.). Eigentümliche Farngruppe, von der bisher nur zwei Exemplare gefunden worden sind, eins in einem Dolmen im Elsaß, von RENAULT beschrieben und irrtümlich für kulmischen Alters gehalten, ein zweites aus dem oberschlesischen Muschelkalk, so daß das Alter des anderen dadurch korrigiert werden konnte. Der Stamm zeigt ein zentrales, zerstörtes Mark, das von Parenchym umgeben ist mit ziemlich regellos eingestreuten spiralverdickten

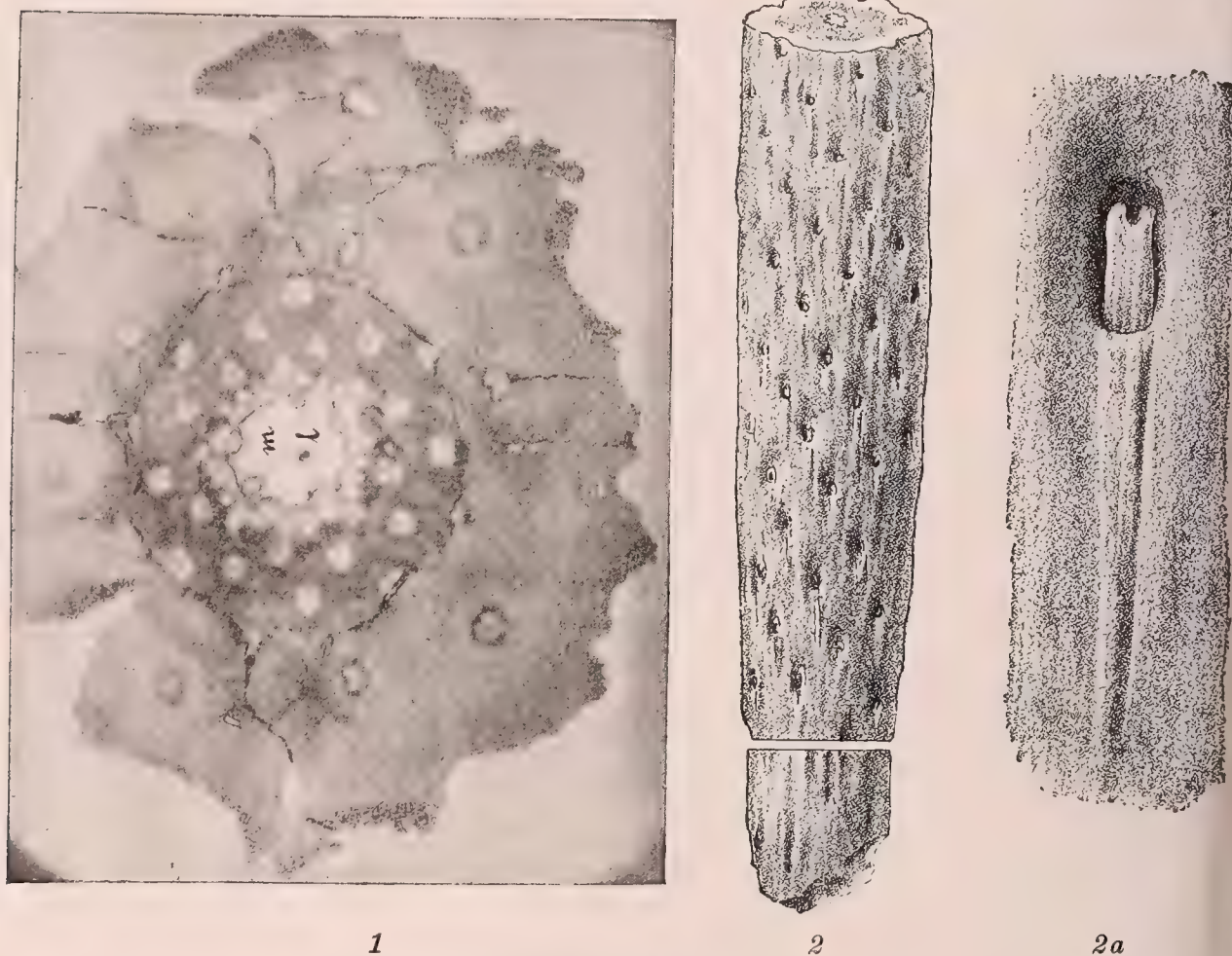


Fig. 103. *Knorripteris Jutieri* (REN.) BERTR.

1 Querschliff, vergr., *m* Mark, *l* Zentralstele. 2 äußere Ansicht (2a Blattspur vergr., Muschelkalk, Oberschlesien, 1 nach HÖRICH).

Zellen, die sich auch an den im Mark auftretenden Hydromteilen finden. Auf das Parenchym folgen sklerenchymatische Gewebe, nach außen an Dicke der Zellwände zunehmend; außen folgt zuletzt ein ebenfalls skelettartiges, aber sehr lakunöses Gewebe. Rindengewebe ist außerhalb dieser Zone nur spurenweise erhalten. Der Stamm wird von Blatt-

spuren durchzogen (Fig. 103, 1), deren Hydrom aus meist fünf Gruppen besteht, die ihren Ursprung in den Hydromteilen in der Markhöhle nehmen, wo ein spiralig diese längs durchziehender Hydromstrang wahrgenommen wird. Mit dem zugehörigen Phloëm treten die Hydrombündel erst am inneren Rande des Stammsklerenchyms in Verbindung, wo sie sich auch in die genannten wenigzelligen fünf Gruppen spalten. Das Phloëmbündelrohr besteht aus netzförmig anastomosierenden Phloëmbündeln. Es handelt sich um einen isolierten und in seiner Verwandtschaft unklaren Typus von Farnstämmchen; auch Beblätterung, Fruktifikationen sind unbekannt (vergl. BERTRAND, Mém. Soc. Sc. Lille, 1907, S. 1; HÖRICH, Abbild. und Beschreib. foss. Pflanzenr. VII, 134, 1910 und Paläobot. Zeitschr. I, 1, 1912, S. 42).

### Rhizomopteriden

Unter dem Namen *Rhizomopteris* hat SCHIMPER Rhizome zusammengefaßt, die als Farnrhizome leicht kenntlich sind (außer *Vertebraria*, S. 103). Was er jedoch (Traité II, S. 699) dazu rechnet, sind höchst zweifelhafte Dinge. Man sollte nur solche Rhizome (kriechender Art) dahin rechnen, die durch die Art ihrer Narbenskulptur oder sonst ihre Farnnatur in unzweideutiger Weise zu erkennen geben. Im Paläozoikum sind sie sehr selten (ZEILLER, Flore foss. Comentry, t. 40, 5), aus dem Mesozoikum hat NATHORST die besten Beispiele bekannt gemacht, die er zu *Thaumatopteris*, *Clathropteris* und *Dictyophyllum* rechnet (Kungl. Svenska Vet. Ak. Handl. 41, 2, 5 u. 42, 3, 1906/7). Es sind gegabelte; in gewissen Abständen mit Blattnarben besetzte Achsen, mit hufeisenförmigem Leitbündel.

### Inversicatenales

(*Inversicatenales* BERTRAND, *Coenopterideae* SEWARD, *Zygopterideae* bezw. *Botryopterideae* mehr. Autoren im weiteren Sinne).

Wichtigste Literatur: BERTRAND, Etude sur la fronde Zygoptéridées, Text und Atlas, Lille 1909; Derselbe, L'étude anatomique des Fougères anciennes et les problèmes qu'elle soulève. Progr. rei botan. IV, 1911, S. 182—302. SEWARD, Fossil plants II, 1910, S. 432—472. In diesen Arbeiten ist auch die Spezialliteratur angegeben. Neueren Datums sind: GORDON, *Metaclepsydropsis duplex*, Trans. Roy. Soc. Ed. 48, I, 1911, S. 163; GORDON, a. a. O., 47, IV, 1911, S. 711; vergl. auch KIDSTON und GWYNNE-VAUGHAN, Osmundaceae IV, a. a. O. 47, III, 1910, S. 469 ff.

Von den nun zu behandelnden fossilen Farnstamm- und Wedelresten war schon z. T. vorn bei der Aufführung der fertilen Farnwedel bei *Alloiopteris* (*Corynepteris*) die Rede. Unsere nähere Kenntnis dieser nur fossil und nur aus dem Paläozoikum (Oberdevon bis Perm) bekannten Gruppen verdanken wir indes den strukturbietenden Resten. Die Aufhellung der Einzelheiten und Zusammenhänge dieser schwierigen Farn-

gruppe hat eine Anzahl namhafter Forscher in Bewegung gesetzt und beschäftigt noch ständig weiter die Pflanzenanatomien. Die Charakterisierung aller hierhin gehörigen Formen mit wenigen besonders hervorstechenden Zügen dürfte kaum möglich sein, indes hat es P. BERTRAND versucht. Auf die wichtigste Eigenschaft der Wedelblattspuren bezieht sich der von C. EG. BERTRAND gegebene und von P. BERTRAND akzeptierte Name *Inversicatenales*; bei diesen Blattspuren liegen nämlich die Protoxylemgruppen auf dem konvexen Rand der Blattspuren, während diese sich bei jüngeren und rezenten Farnen stets auf der konkaven, meist der Innenseite der Leitbündel befinden. Indes ist nach SCOTT dieses Merkmal doch nicht ganz durchgreifend für alle hierherbezogenen Typen (New Phytolog. VIII, 1909, S. 266). Ein anderes von BERTRAND aufgeführtes Merkmal ist das Vorhandensein von „pièces réceptrices“ (side-pieces, Ersatzstücke), selbständigen Teilen des Blattspurxylems, die besonders dazu spezialisiert sind, die in die sekundären Wedelachsen austretenden sekundären Blattspuren abzugeben. In Wirklichkeit verbergen sich wohl unter dem, was man heute alles zu dieser Gruppe rechnet, mancherlei heterogene Elemente, die allerdings sämtlich von den lebenden Farnen in vieler Beziehung sehr abweichen. ARBER hatte für die Gesamtheit der Farne dieser Art den Namen *Primofilices* vorgeschlagen, womit indes auch nichts verdient ist; um der Struktur nach primitive Farne handelt es sich keineswegs, im Gegenteil, sie sind z. T. gerade kompliziert genug, und als „erste“ Farne sie zu bezeichnen, ist auch nicht angängig, da allem Anscheine nach schon seit dem Mitteldevon Farne existiert haben, deren systematische Zugehörigkeit uns ganz unbekannt ist. Der Name *Coenopterideae* wurde an die Stelle von *Inversicatenales* von SEWARD gesetzt, weil dieser mit SCOTT die durchgreifende „Inversität“ der Lage des Protoxylems der Blattspuren nicht anerkannte. Auch die Sporangien verhalten sich der Beringung nach verschieden, es gibt sowohl solche mit Ring wie *Corynepteris*, *Zygopteris* (Fig. 81, 106a), wie solche ohne Ring, z. B. *Botryopteris* (Fig. 106b), *Stauropteris*. Auch der Zerteilung der Gesamtgruppe nach dem Beispiele BERTRANDS in *Botryopterideae* und *Zygopterideae* folgen die Sporangien nicht, indem z. B. bei den *Zygopterideae* *Stauropteris*, auch wohl *Diplolabis* unberingt, *Corynepteris* u. a. dagegen beringt sind. Trotzdem empfiehlt es sich vielleicht am ehesten, dem Vorschlage BERTRANDS zur Unterscheidung der genannten zwei Untergruppen zu folgen, die sich anatomisch begründen lassen.

Der Stamm der hierhergehörigen Farne zeigt meist ein zentrales Hydrom, das in manchen Fällen, ähnlich wie bei gewissen *Osmundites*-Arten, ein gemischtes Mark aufweist (Parenchym mit Hydroiden). Abweichend von den heutigen Farnen zeigen einige Typen sekundären Zuwachs des Hydroms wie *Botrychioxylon* und andeutungsweise *An-*



*kyropteris corrugata*. Manche Zygoterideen zeigen ein sternförmiges Zentralbündel wie *Asteropteris*, *Asterochlaena* und *Ankyropteris Grayi*; sie erinnern dadurch an *Cladoxylon*, das Sekundärzuwachs besitzt. Da aber bei diesem die Blattspuren noch immer nicht sicher bekannt sind, so sind hier noch weitere Untersuchungen nötig. Überaus wichtig ist die Aufdeckung der schon von ZEILLER (Valenciennes, 1888, S. 121) vermuteten Beziehungen zwischen den als *Alloiopteris (Corynepteris)* bekannten häufigen Farnwedeln des Karbons, die BERTRAND nach einer kurzen, neueren Mitteilung vor kurzem gelungen ist; dies hat uns der Kenntnis des Bildes einer Gesamtpflanze dieser sonderbaren Farne nähergebracht (Compt. rend. Ac. Sc. Paris, 158, 1914, S. 740; das Material konnte ich während des Kriegs in Lille sehen). Wir müssen uns hier darauf beschränken, die wichtigsten Typen zu beschreiben.

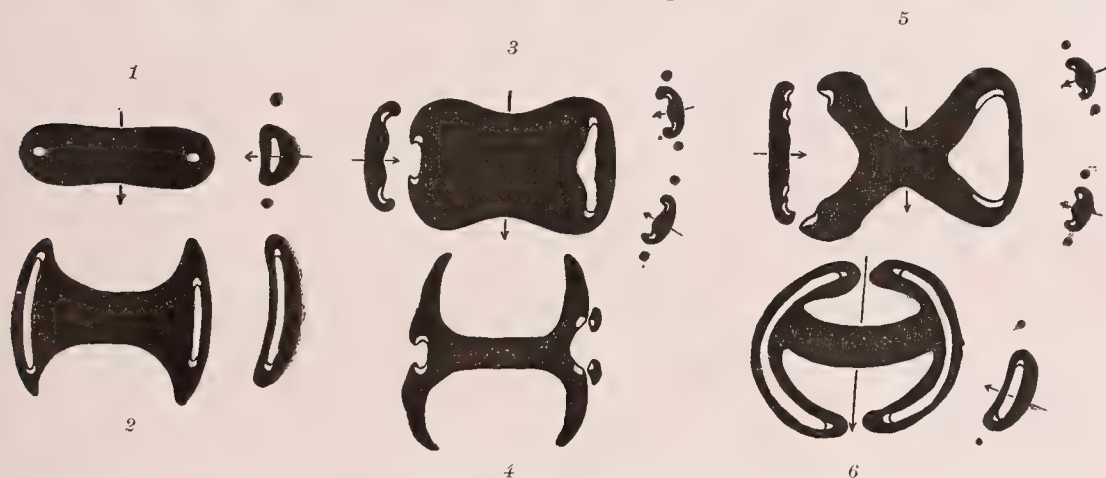


Fig. 104. Schemata einiger Querschnitte der Blattspuren von Zygoterideen, vom Einfacheren zum Komplizierteren fortschreitend. Schwarz: Xylemquerschnitt; weiße Punkte im Schwarz: Lage des Protoxylems. 1 *Clepsydropsis* UNGER, 2 *Zygoteris Williamsoni* BERTR., 3 *Metaclepsydropsis duplex* WILL. sp., 4 *Etapteris di-ypsilon* WILL. sp., 5 *Diplolabis Roemeri* SOLMS, 6 *Ankyropteris bibractensis* BERTR. Nach KIDSTON u. GWYNNE-VAUGHAN.

Näheres muß in der vorn angeführten Literatur nachgesehen werden. Leider kann die besonders wichtige Darstellung von BERTRAND im Progr. rei botan. (s. vorn) nicht besonders klar und durchsichtig genannt werden.

Die Unterscheidung der zwei von BERTRAND geschaffenen Untergruppen gründet sich auf die Symmetrieverhältnisse des Querschnitts des Xylems der Blattspuren. Bei den Zygoterideen im Sinne BERTRANDS zeigen diese nämlich X- bis H-Form (wobei die beiden Seitenarme reduziert sein können), zeigen also 2-Symmetrieebenen. Die Blattspuren senden 4 Zeilen von Blattspuren aus, wodurch also eine von den heutigen Farnen ganz abweichende Beblätterung bedingt wird; diese sekundären Blattspuren lassen nur eine Symmetrieebene zu und sind  $\pm$  hufeisen- bis halbkreisförmig. Von der 4-zeiligen Beblätterung gehören je

2 Zeilen zusammen, worauf auch meist die Annäherung der Blattspuren deutet (Fig. 104, 3, 5). Manchmal sind sie sogar sehr genähert, so daß die Wedelteile einander nahe gegenüberstanden, wie dies auch die vorn (S. 90) erwähnten Abdrücke von *Corynepteris* bestätigt haben. Man kann dann von einer Gabelung des Fiedernpaars unmittelbar vor oder nach dem Austritt aus den Achsen sprechen. Die Wedel- bzw. Fiedernpaare wurden abwechselnd an der einen und der gegenüberliegenden Seite abgegeben (waren also nicht (zu 4) quirlständig). Diese 4- bzw. 2zeilige Verzweigungsweise kommt auch bei Lepidophyten des Paläozoikums u. a. (vergl. bei *Bothrodendron* und *Ulodendron*, auch *Protopytis*) vor, ist also im Paläozoikum nichts allein Dastehendes. Die Sekundärfiedern gehen meist senkrecht von der Hauptspindel ab.

Außerdem ist bei den (meisten) Zygopterideen jeder Wedel noch von kleineren Blattspuren begleitet, die in Aphlebien ausmünden, die

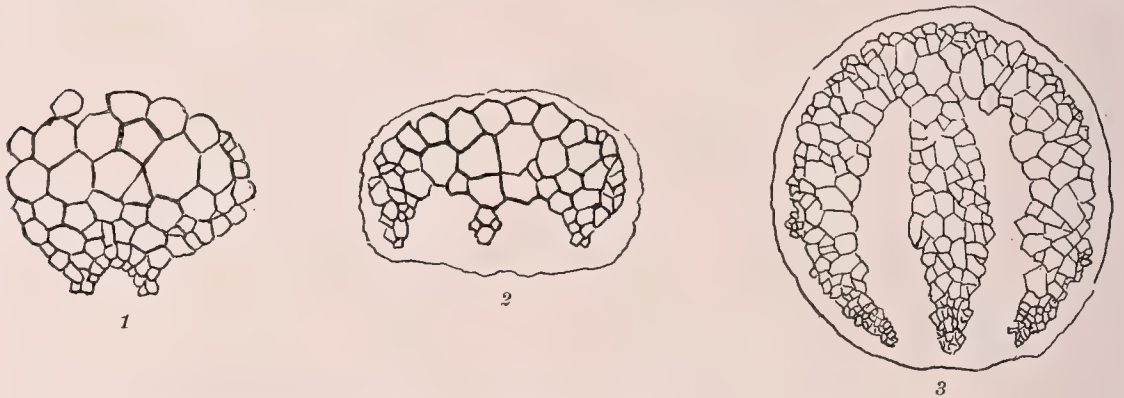


Fig. 105. Blattspurenquerschnitte von *Botryopteris*. 1 *B. antiqua* KIDST. (Unter-Karbon), 2 *B. tridentata* FEL. sp. (Mittl. Prod. Karb.), 3 *B. forensis* REN. (Permokarbon).  
Nach PELOURDE u. a.

ja auch am Grunde der Wedel- bzw. Fiedern mehrerer *Alloiopteris*- (*Corynepteris*-) Arten wohlbekannt sind.

Die andere Gruppe, die Botryopterideen im Sinne BERTRANDS, ist einfacher organisiert. Bei ihr zeigt das Xylem der Wedel-Hauptspindel nur 1-Symmetrie-Ebene, ist z. B.  $\omega$ -förmig, mit der Konkavität nach innen (Fig. 105); bei anderen Arten erscheint gewissermaßen der Innenraum zwischen den Armen ausgefüllt, bis ein einfach kreisförmiges Bündel mit Protoxylem nach innen herauskommt (*B. antiqua* KIDSTON, der primitivste und älteste Typus).

#### a) Zygopterideen

*Clepsydropsis*<sup>1)</sup> UNGER. Diese Gattung gilt (neben *Dineuron*) als die einfachste Zygopteridee. Man kennt von ihr nur Blattspuren, die sanduhrförmig sind, mit je einer Gruppe Protoxylem nahe den Enden (Fig. 104, 1). Die Sekundärfiedern haben röhrenförmige Leitbündel. Der

<sup>1)</sup> Von κλεψοδρα Wasser-, Sanduhr.

Stamm ist nicht bekannt, jedoch behauptet P. BERTRAND, daß dieser in *Cladoxylon* repräsentiert sei, das sich dann an die Typen mit sternförmigem Stammbüdel anschließen würde, von denen ja *Asterochlaena* auch *Clepsydropsis*-artige Bündel hat. Wie jedoch SOLMS zum Ausdruck gebracht hat (Zeitschr. f. Bot. 1910, S. 540), ist die Sache zweifelhaft. Der Sekundärzuwachs an sich würde nicht so störend sein, da auch *Botrychioxylon* und andeutungsweise auch *Ankyropteris corrugata* solchen zeigen. Kulm von Saalfeld<sup>1)</sup>.

*Metaclepsydropsis* BERTRAND. Stammxylem rundlich mit zentralem „gemischtem Mark“ (Hydroidenparenchym). Blattspur ähnlich der vorigen (Fig. 104, 3), aber in der Mitte stärker zusammengezogen. Die Fiedern 2. O. haben nicht röhrenförmige, sondern bogenförmige Leitbündel, die sich bald zweiteilen, so daß die bei dieser Gruppe häufige 4-zeilige Beblätterung herauskommt; die Blattspur und ihre Differenzierung ähnelt der von *Diplolabis*, die überhaupt als Fortsetzung von *Metael.* gelten kann. Die von allen lebenden Farnen abweichende Verzweigungsweise hat schon WILLIAMSON 1872 an seiner „*Rhachiopteris duplex*“ (= *Metaclepsydropsis duplex*) erkannt. (Vergl. besonders GORDON, Transact. Roy. Soc. Edinb., Bd. 48, I, Nr. 8, 1911.) Culm von Pettycur und Autun. Verwandt mit *Metaclepsydropsis* wie auch mit *Clepsydropsis* ist noch *Dineuron* RENAULT, ebenfalls aus dem Culm mit elliptischem Querschnitt des Blattxylems.

*Diplolabis*<sup>2)</sup> RENAULT (s. bes. GORDON, Transact. Roy. Soc. Edinb. Bd. 47, 4, 1911) ist nach den neueren Untersuchungen vielleicht der interessanteste Vertreter der ganzen Gruppe. Der Stamm ist erst neuerdings bekannt geworden (GORDON a. a. O.). Er ist lang, häufig verzweigt und hat ein rundes solides Zentralxylem (ohne Mark) mit

<sup>1)</sup> Bei BERTRAND findet man auf Grund einer SOLMSSchen Bemerkung die Neigung, das geologische Alter dieser und sonstiger Formen des Saalfelder „Cypridinenschiefers“ als oberdevonisch anzusehen. Indes beruht diese Anschauung auf einem Irrtum RICHTERS, wie mir Herr Landesgeologe ZIMMERMANN I mitteilte. Die Pflanzen sind im Gegenteil culmisch und stammen gar nicht aus dem Cypridinenschiefer. Die weitere Folge des SOLMS-BERTRANDSchen Verfahrens war nun, daß von den Engländern (SCOTT, SEWARD u. a.) der Zusatz „ober“- bei „devonisch“ fortgelassen wurde (z. B. SEWARD, Foss. plants II, S. 449), so daß sie die Fossilien schlechtweg „devonisch“ nennen, was ganz und gar verwerflich ist. Auch wenn die Pflanzen aus dem Cypridinenschiefer gestammt hätten, würde es sich um Grenzsichten des Oberdevon gegen den Culm handeln, und auch dann wäre also die Bezeichnung „devonian“ irreführend; ebenso dürfte es mit den Pflanzen von Glätzisch-Falkenberg sein. Bei der Ähnlichkeit der Pettycur-Pflanzen mit den deutschen Culmpflanzen und denen von Esnost (Autun, Frankr.) ist für sie die gleiche Annahme am Platze. Es scheint nach allem das gelegentliche, aber weit verbreitete Vorkommen strukturbietender Reste in dem Mitteleuropäischen Kulm ein gemeinsamer Zug dieser Formation zu sein, ähnlich wie dies im Rotliegenden oder Permokarbon in allerdings weit ausgesprochenerem Maße hervortritt.

<sup>2)</sup> Von διπλως doppelt und λαβεις Zange; nach dem Xylemquerschnitt.

engen Tracheiden innen, weiteren außen. Als Form mit vollständig lückenlosem Zentralxylem ist er unter den Zygopterideen speziell interessant, insofern die Stelen von *Metaclepsydropsis* und *Ankyropteris* „gemischtes Mark“ zeigen, ähnlich wie dies bei älteren Osmundaceen-Stämmen (*Osmund. Kolbei*, S. 52) bekannt ist. GWYNNE-VAUGHAN und KIDSTON, die für die Anatomie der Osmundaceen und Zygopterideen eine parallele Entwicklung annahmen, sagten die Existenz einer Zygopteridee mit solider Stele voraus, und sehr bald wurde diese Voraussage durch GORDON in *Diplolabis* verifiziert. Interessant ist ferner die Entwicklung der Blattspur von *Diplolabis*, die zugleich einen Fingerzeig gibt, in welcher Richtung man unter den Zygopterideen die Komplizierung der Blattspuren zu erblicken hat. Nach dem Austritt aus dem Stamm ist das Xylem zuerst elliptisch (wie *Dineuron*), dann mehr und mehr sanduhrförmig (wie *Clepsydropsis*) und nimmt dann erst die normale X-Form an (Fig. 104, 5), die zuletzt noch mehr H-förmig, also *Etapteris*-artig wird. Diese „Rekapitulation“ der verschiedenen Typen mahnt zugleich zur Vorsicht, indem sie zeigt, daß verschiedene Stadien der Blattspur für „Gattungen“ gehalten werden können. Die Blattspuren der Seitenfiedern sind ähnlich denen von *Metaclepsydropsis*, auch Basalaphlebien sind bei beiden vorhanden. Die Gattung ist mit einer Art (*D. Roemeri* SOLMS = *D. esnostensis* REN.) aus dem Culm von Pettycur (Schottl.), Esnost, Glätzig-Falkenberg (Schles.) und neuerdings aus Thüringen bekannt, offenbar also sehr verbreitet.

*Zygopteris*<sup>1)</sup> CORDA. Die Gattung ist die am längsten bekannte und wurde früher in viel weiterem Sinne gefaßt als heute, nämlich einschließlich *Ankyropteris*, *Etapteris*, auch wohl *Metaclepsydropsis* u. a.

Eine kurze zugleich geschichtliche Beleuchtung der Entwicklung unserer Kenntnisse davon ist zum Verständnis der ganzen Zygopterideenfamilie sehr wertvoll und sei daher kurz dargestellt. Bereits COTTA (Dendrolithen, 1832, S. 20, T. I) machte den ersten Typ der Familie bekannt als *Tubicaulis primarius* (Rotl. v. Chemnitz), den später CORDA (1845) in das neue Genus *Zygopteris* brachte. Von diesem Typus fanden sich dann später in dem Autuner und Chemnitzer Perm weitere Formen, die von RENAULT und STENZEL beschrieben wurden; von letzterem stammt die Gattung *Ankyropteris* (von *αγκυρα*, Anker). RENAULT (Flore foss. Autun 1896, S. 42) fand dann Sori in den Autuner Kieselsteinen, die er dahin rechnete, Bündel von längs-beringten Sporangien, die ihn auf die Beziehungen zu den von GRAND'EURY (Flore carbonif. Loire 1877, t. 17) als „*Schizopteris*“ bekanntgemachten fertilen Wedeln (Abdrücken) brachten, von denen in Fig. 106 ein Sorus dargestellt ist. ZEILLER hat dann die Verwandtschaft mit *Corynepteris* BAILY (Fig. 81) ausgesprochen, wie sich immer mehr zeigte, mit vollem Recht (s. vorn S. 90). Die *Zygopteris*-Sori lassen keine nennenswerten Spreitenteile mehr erkennen; die Sporangien sind frei, unterwärts einem gemeinsamen Stiele ansitzend. Bei *Corynepteris* ist öfter noch etwas Spreite vorhanden, die Sporangien nach der Trace der Ringe miteinander verwachsen. *Corynepteris* ist die fertile Form der *Alloiopteris*-Farne, wovon schon vorn S. 90 die Rede war; diese sind also gegen die sterilen Stücke stark metamorphosiert.

<sup>1)</sup> Von ζῦρον Joch, wegen des H-förmigen Querschnitts des Leitbündelxylems.

In der neueren BERTRANDSchen, allerdings nicht allgemein befolgten Fassung ist *Zygopteris* nur noch auf den alten CORDASchen Typus *Z. primaria* anzuwenden, wogegen er eine neue Gruppe als *Etapteris* absonderte. Obwohl sich, wie gesagt, diese Benamung noch keiner allgemeinen Annahme erfreut, wollen wir im folgenden danach

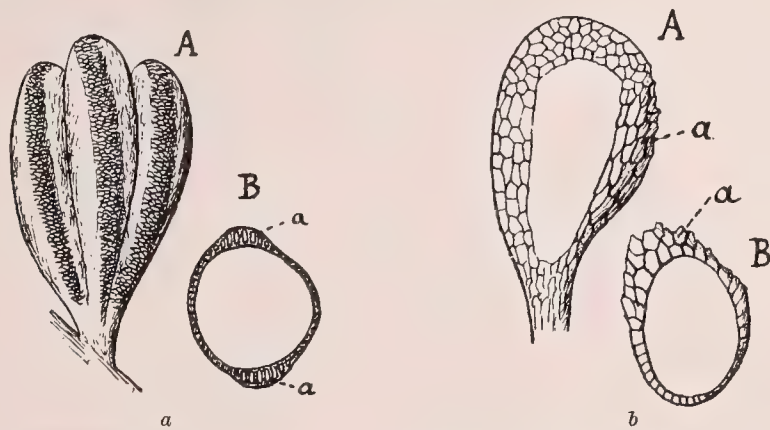


Fig. 106. a *Zygopteris pinnata* GR. E. A Sorus in  $\frac{12}{1}$ , B Sporangium, Querschliff  $\frac{15}{1}$ , a Ring. — b *Botryopteris forensis* REN., A Sporangium, Längsschliff, B desgl., Querschliff, a Ringandeutung.  $\frac{30}{1}$ . Nach ZEILLER u. RENAULT.

verfahren, gleich, ob die Einzel-Gattungen besser als Untergruppen bewertet würden oder nicht. Wir hätten demgemäß:

a) *Zygopteris primaria* CORDA, deren Stamm unbekannt ist, mit einem Blattspurquerschnitt, der etwa als *Diplolabis* mit langem Mittelbalken zu bezeichnen ist. Rotliegend.

b) *Ankyropteris* STENZEL, ein komplizierterer Typus, worauf auch das halb-parenchymatische Mark hinweist. Der Stamm, wahrscheinlich kletternd, zeigt ein sternförmiges Leitbündel (Fig. 107) mit „gemischtem Mark“. Blattspurbündel von der Form eines Doppelankers, Verzweigung von dem Typus der Zygopterideen überhaupt. Eigentümlich ist der Besitz eines Axillärsprosses (z. B. bei *Z. scandens* STENZEL, die oft zwischen den *Psaronius*-Wurzeln kletternd gefunden wurde); ein solcher Axillärspross ist bei lebenden *Trichomanes*-Arten bekannt. *Ankyropteris scandens* (Perm) sehr ähnlich ist *A. Grayi* des mittleren Produktiven Karbon, ebenfalls mit 5-strahligem Sterne und Axillärspross (s. SCOTT, Ann. of Bot. 26, 1912, S. 39).

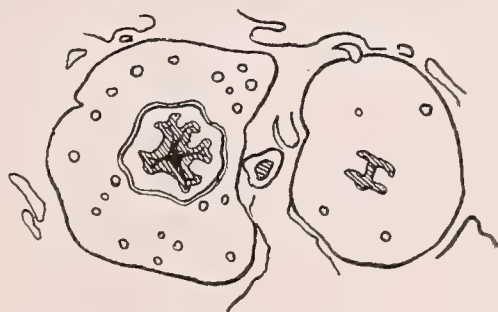


Fig. 107. *Ankyropteris scandens* STENZEL, Rotlieg., Chemnitz. Nach STENZEL.

Etwas anders stellt sich der Stamm von *A. corrugata* WILL. sp. aus den Lower coal meas. Englands dar. Das Stammxylem ist etwa eiförmig im Querschnitt, im Zentrum wieder Parenchym mit einge-

streuten Tracheiden. Dieses „Mark“ greift sternförmig in das Xylem hinein und trennt dies in 5—7 Partien. Rings um das Bündel wie gewöhnlich Phloem mit großen Siebröhren. Das Blattbündel (*Rhachiopteris insignis* WILL.) zeigt zunächst nieren-, dann H-förmige Gestalt, die Arme weniger gekrümmt als bei der vorigen. Aphlebien sind ebenfalls vorhanden. Bei dieser Art beobachtet man eine Art radiale Reihung der Holzzellen am Rande, also einen schwachen Sekundärzuwachs. Ausgesprochen ist dieser bei *Botrychioxylon* SCOTT vorhanden (SCOTT, Transact. Linn. Soc. B. VII, No. 17, 1912, S. 373), das seinen Namen mit Beziehung auf das Vorkommen von Sekundärholz bei *Botrychium virginianum* erhielt, sonst aber mit Ophioglossaceen absolut nichts zu tun hat, sondern in die vorliegende Verwandtschaft gehört. Es hat ein kleines „gemischtes“ Mark, in den Außenteilen der Rinde Periderm. Nach der Blattspur ist der Typus mit *Metaclepsydropsis* verwandt, mit langem „Mittelbalken“ des Xylems. Aphlebien-Blattspuren sind ebenfalls vorhanden. Mittl. Produktives Karbon bis Rotlieg.; *Botrychioxylon* nur im ersteren Horizont.

c) *Etapteris* BERTRAND ist wiederum nur durch Blattspuren bekannt, der Stamm noch nicht gefunden. Der Blattspurquerschnitt (Fig. 104, 4) ist ähnlich dem von *Ankyropteris*, aber mit weniger gebogenen Seitenteilen, wie ein griechisches H. Die Abgabe der Seitenfiedern ist eigenartig, es treten zunächst zwei (ovale) Blattspurbündel aus, die sich dann vereinigen und später wieder in zwei trennen. Über die Beziehungen zu *Corynepteris* s. S. 90 u. 118. —

*Stauropteris oldhamia* BINNEY (mittl. Produktives Karbon, eine andere Art im Kulm) hat eine im Querschnitt von den vorigen abweichende Blattspur; der Stamm ist unbekannt. Das Xylem besteht aus vier Xylemgruppen je mit Protohydrom am distalen Ende, jedoch fehlt der „Mittelbalken“ (wie ihn *Etapteris* u. a. zeigen), und auch die Symmetrie ist in der Anordnung der vier Gruppen weniger deutlich. Die Verzweigung ist aber stark, so daß die Pflanze wie ein kleines Gestrüpp ausgesehen haben mag. Die reiche Verzweigung rührt davon her, daß zunächst die Wedelteile wie bei den vorigen vierreihig standen; ihre Blattspurquerschnitte ähneln wieder denen der Hauptachse, waren also wieder vierzeilig gefiedert, und zwar in kurzen Abständen. SCOTT hat auch Sporangien von *St.* bekannt gemacht; in einem Sporangium gibt er sogar keimende Sporen an (New Phytolog. 1906, S. 170); die Sporangien sind ringlos.

Als komplizierteste Typen schließt man an die Vorigen, die sternförmige Stammbüchel zeigenden *Ankyropteris*-Arten, Formen an mit ganz ausgeprägt sternförmigem Stammbüchel wie *Astropteris* DAWSON und *Astrochlaena* STENZEL. Von dem sternförmigen Stammbüchel gehen bei *Astropteris* (Oberdevon Nord-Amerika) *Clepsydropsis*-

ähnliche Blattspuren aus, die — ebenso wie bei *Asterochlaena* in spiraliger Verteilung stehen; bei *Asterochlaena* sind die Strahlenenden gelappt, die Blattspuren leicht gebogen, mit der Konkavität nach innen (Fig. 108).

### b) Botryopterideae

*Botryopteris* RENAULT ist in mehreren Arten vom Kulm bis zum Rotliegenden bekannt. Der Stamm zeigt eine zentrale Stele mit meist netzig verdickten Zellen. Protohydrom befindet sich im Innern, dagegen liegen bei *B. forensis* REN. des Permokarbon die kleinsten Elemente außen. Die Blattspurbündel zeigen die Form eines griechischen  $\omega$  im Querschnitt, mit nach der Spindel zu gerichteter Konkavität und Protohydrom (Fig. 105, 3). Stamm und Blätter von *B. forensis* trugen eigentümliche septierte Haare mit stark undulierten Trennungswänden („Equisetum“-ähnlich; s. RENAULT, Fl. foss. Autun, 1896, S. 47).

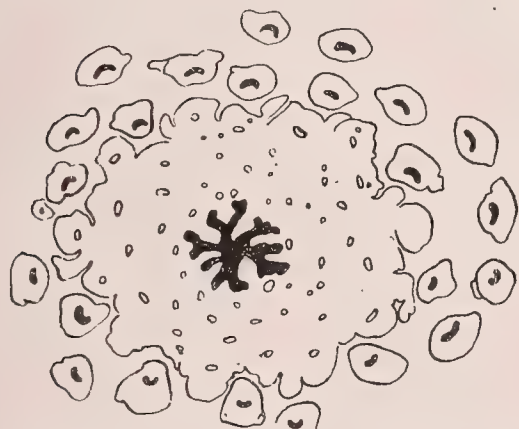


Fig. 108. *Asterochlaena laxa* STENZEL.  
Rotl. von Chemnitz. Nach STENZEL.

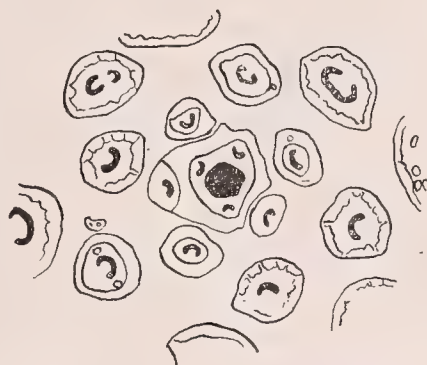


Fig. 109. *Tubicaulis solenites* COTTA.  
Rotl., Chemnitz.

Die Blätter sind sphenopteridisch und tragen angeblich nur oberwärts Stomata; Sporangien sind ebenfalls bekannt (Fig. 106, b). Sie stehen in Gruppen (2—6) und sind (schwach?) beringt. Bei einer älteren Art (*Botryopteris hirsuta*) des mittl. Produktiven Karbons zeigt der Xylemquerschnitt weniger starke Spezialisierung, mit schwächeren Andeutungen der drei „Zähne“ des Xylems (*Rachiopteris tridentata* FELIX; Fig. 105, 2); weiter aufwärts rückt das Protohydrom nach innen. *B. ramosa* WILLIAMSON sp. ist durch sehr zahlreiche Blattspuren ausgezeichnet, die drei Protoxylemgruppen erkennen lassen.

Aus dem Kulm stammt *B. antiqua* KIDSTON (Transact. Roy. Soc. Edinb. 46, 2, 1908, S. 362); der Stamm ist hier besonders klein, kleiner als die Blattspuren. Deren Xylem ist elliptisch und zeigt nicht drei Protoxylemteile wie die vorigen, ist also der einfachste Typus, der sich nach dem Perm zu allmählich kompliziert zu haben scheint (Fig. 105, 1).

Von *Anachoropteris* ist nur die Blattspur bekannt mit hufeisenförmigem nach außen offenem Xylem.

*Tubicaulis* COTTA zeigt dieselbe Abnormität der nach außen offenen, halbkreisförmigen Xylemquerschnitte der Blattspur (Fig. 109), die spiralig um den Stamm gruppiert sind, der ziemlich zart ist und ein zentrales rundes Xylem zeigt mit spiral- bis netzförmig verdickten Zellen. Außer *Tubicaulis solenites* SPRENGEL sp. des Perm ist neuerdings von STOPES aus dem mittl. Produktiven Karbon *T. Sutcliffei* bekannt gemacht worden, deren Leitbündel zunächst oval, dann allmählich V-förmig werden (Mem. Manch. Phil. Soc. 50, No. 10, 1906). BERTRAND rechnet *T.* zu den Zygoterideen wegen der strukturellen Ähnlichkeit mit *Astrochlaena* und Verwandten.

*Grammatopteris* RENAULT schließlich (Permokarbon von Autun) zeigt ebenfalls Zentralxylem im Stamm; Blattspuren mit linealem Xylemquerschnitt mit Protoxylem an beiden Enden, gewissermaßen nur den „Mittelbalken“ eines *Zygoteris*-Xylems darbietend. Rotliegendes.

KIDSTON und GWYNNE-VAUGHAN (Trans. Roy. Soc. Ed. 47, 1910, S. 469 ff.) nehmen an, daß die Zygoterideen und Osmundaceen von einem und demselben Urstock stammen, wobei ihnen die übereinstimmenden „Medullations“verhältnisse des Stammes und die Ähnlichkeit der primitiven Blattspurform von *Thamnopteris* mit *Dineuron* und *Clepsydropsis* als Stütze dient. Näheres darüber kann hier nicht mitgeteilt werden, und wir verweisen auf die Spekulationen der Verfasser selbst.

## Hydropterides, Wasserfarne

„Von den übrigen Farnen durch den Besitz von zweierlei Sporen (Heterosporie) abweichend. Die Makrosporangien mit je einer Makrospore, Mikrosporangien vielsporig. Sporangien meist zahlreich zu Sori vereinigt, die in metamorphosierte Blattsegmente oder indusienartige Hüllen eingeschlossen sind“. (Nach ENGLER, Syllabus.)

Kleine im Wasser wachsende Farne, die für die Lehre von den Homologien zwischen Archegoniaten und Phanerogamen gleich den heterosporen *Lycopodiales* (Isoëtaceen und Selaginellaceen) sehr wichtig sind.

Es sind zwei Familien bekannt, Marsiliaceen und Salviniaceen, von denen auch fossile Vertreter vorhanden sind. Von POTONIE und einigen andern werden die *Sphenophyllales* als Vorfahren der *Hydropterides*, speziell von *Salvinia* angesehen (s. S. 156).

### Marsiliaceen

Wasserfarne von verschiedenem Habitus, bei uns nur die Gattungen *Marsilia* und *Pilularia* vorkommend (in Brasilien noch *Regnellidium*).



Die Fossilien, die mit dieser Familie in Verbindung gebracht werden, bestehen meist in Blattresten, die mehr oder weniger Übereinstimmendes mit *Marsilia* zeigen, doch sind auch einige „Sporokarprien“ angegeben worden. Am wichtigsten ist von diesen *Hydropterangium* HALLE (Kungl. Sv. Vet. Ak. Handl. 45, Nr. 7, 1910, p. 11) aus dem Rhät-Lias von Bjuf (Schonen). Es sind gestielte elliptische, radial-gerippte Kapseln (5—8 mm lang). Soweit sich Struktur beobachten ließ, zeigen sie enge Beziehungen zu den analogen Organen von *Marsilia* und *Regnellidium*. Sporen konnten aber mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden.

Auch aus der Kreide sind *Marsilia*-Sporokarprien angegeben worden (Böhmen, Grönland); von Grünbach (Gosau) hat KRASSER eine *Marsilia Nathorsti* angegeben.

Blattreste<sup>1)</sup>. *Sphenoglossum quadrifoliatum* EMMONS, Blattwirtel mit (2—)4 Blättern (FONTAINE, Older Mesozoic flora, t. 52, 3) zeigt in vierblättrigen Exemplaren äußerlich große Ähnlichkeit mit *Marsilia* und gehört vielleicht wirklich in die Familie. Keuper von Virginia (N. A.).

*Sagenopteris* PRESL. Langstielige Blätter, normal in 4-Zahl wie bei *Marsilia* auftretend (Fig. 110) mit Mittelader und einfacher Maschenaderung, vom Rhät an bis zum Wealden bekannt; als Residua sehr selten bis in die obere Kreide (Böhmen) oder gar bis ins Eozän verfolgbar (HOLLICK, Amer. Journ. Sci. IV, 31, 1911, p. 328), inmitten einer tertiären Flora (Alaska).

Die Blattfolge ist bei mehreren Arten dieselbe wie bei *Marsilia*; zuerst ein kleines Blättchen, dann zwei, durch weitere Teilung die 4-Zahl erreichend. Obwohl nur die Blätter bekannt sind, ist nach allem die Verwandtschaft mit *Marsilia* recht wahrscheinlich, zumal da das obengenannte *Hydropterangium* mit *Sagenopteris* zusammen vorkommt.

Sehr häufige Gattung im Mesozoikum: *Sagenopt. rhoifolia* PRESL (= *Sag. nilssoniana* BRONGN. sp.) im Rhät-Lias; *S. Phillipsi* BRONGN. sp.



Fig. 110. *Sagenopteris rhoifolia* PRESL.  
Rhät-Lias Franken.

<sup>1)</sup> *Marsilidium* SCHENK (Wealdenflora, 1871, p. 23), angeblich aus dem Weald, hat sich neuerdings als identisch mit *Sphenophyllum Thoni* erwiesen und ist als Wealdenpflanze und als Gattung zu streichen (ZOBEL, Palaeob. Zeitschr. I, 1, p. 48); es hat also mit Marsiliaceen nichts zu tun.

im mittleren Jura, *Sag. Mantelli* DUNK. sp. im Wealden u. a. Die erstgenannte ist die größte, die letzte eine der kleinsten Arten.

*Marsilia* ähnlich ist auch das genannte *Sphenoglossum quadrifoliatum* EMMONS aus dem Keuper Nord-Carolinas; es sind vier in einer Ebene liegende, an einem Punkt inserierte, breit-keilförmige, ganzrandige Blättchen.

Auch *Pilularia* ist (von HEER) aus dem Tertiär von Oeningen angegeben worden, doch ohne daß dem Rest eine Beweiskraft innewohnt.

### Salviniaceen

Die Familie umfaßt zwei Gattungen, *Salvinia* und *Azolla*, erstere auch in einer Art bei uns heimisch. Von *Salvinia* sind fossil mehrere Arten bekannt, die seit dem Alt-Tertiär auftreten, und zwar nur Blattreste, die durch ihr charakteristisches Äußere unverkennbar sind (Fig. 111). Sie sind meist größerblättrig als unsere heimische *S. na-*

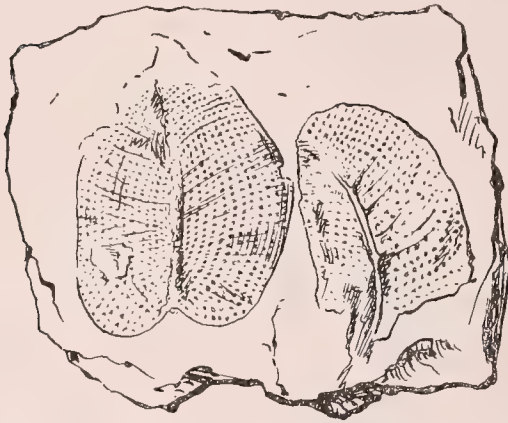


Fig. 111. *Salvinia* sp., zwei Blättchen.  
Miozän: Bilin (Böhmen). Nach ETTGSHS.

*tans* und schließen sich mehr an tropische Formen an (*S. Mildeana* GÖPP., *S. cordata* ETTINGSH., *S. Zeilleri* FRITEL u. a.).

Außer diesen hat man noch einige problematische Reste aus dem Palaeozoikum mit dieser Familie in Verbindung zu bringen versucht. Besonders sind hier zu nennen die *Traquairia* genannten „Sporangien“, die sich in englischen Torfdolomiten finden. Von ihnen war schon S. 11 die Rede.

### Cycadofilices (Pteridospermae) (vgl. S. 70)

Schon vor längerer Zeit fand man in den Kieseln von Autun (Frankreich), in den Torfdolomiten des Karbons und dergl. allerhand Stammreste, die man als Träger eines Teils der zahllosen Farnlaubreste des Karbons ansehen mußte, deren anatomische Beschaffenheit aber nur zum Teil farnartige Charaktere aufwies; insbesondere befremdete der häufige Sekundärzuwachs des Holzkörpers solcher Stämme, die deswegen und aus anderen Gründen mit Cycadeenstämmen verglichen wurden. Andererseits hatte man als Belaubung für gewisse Typen dieser Gruppe farnartige Laubreste wie *Alethopteris* (RENAULT) und *Taeniopteris* oder *Callipteris* (STERZEL, Medulloseae, 1896, p. 140) in Anspruch genommen, d. h. solche Typen, bei denen die Farnnatur wegen des Mangels jeglicher Funde mit Sori schon älteren Autoren zweifelhaft

erschienen war. STUR schloß daher die betreffenden Gruppen, die wir vorn S. 70ff. kennen gelernt haben, von vornherein aus seinen großen Farnfloren aus, und STERZEL (a. a. O.) sagte, die betreffenden Blätter „können recht wohl Cycadeenblätter mit farnähnlichem Habitus sein“, womit er, wie sich später zeigte, prinzipiell durchaus das Richtige traf. POTONIÉ, in der Erkenntnis, daß Stämme wie *Lyginodendron*, *Medullosa* u. a. im natürlichen System gewissermaßen in der Luft ständen, zog daher die Konsequenz, indem er sie in die neue Gruppe der *Cycadofilices* brachte.

In neuerer Zeit haben nun zahlreiche Entdeckungen, namentlich von englischer Seite, zu der Erkenntnis geführt, daß die hier in Betracht kommenden Pflanzen tatsächlich keine Archegoniaten waren, sondern Phanerogamen, und zwar Gymnospermen, indem man bei einigen von ihnen den Besitz von Samen nachwies, deren Struktur manches mit den Cycadeen Verwandte aufweist. Der Name *Cycadofilices* ist daher in dieser Beziehung durchaus treffend; die Verwandtschaft mit Cycadeen ist auf diese Weise (besonders bei gewissen Formen) enger als mit den Farnen; man hat aber in den *Cycadofilices* eine Art Mittelgruppe zwischen Farnen und Samenpflanzen sehen wollen, was aber nur cum grano salis aufzufassen ist. Zunächst ist ja der Sprung z. B. von den heterosporangiaten Wasserfarnen (*Hydropterides*) und den heterosporen *Lycopodiales* zu den Samenpflanzen einfachster Art wie den Cycadeen keineswegs so groß, wie es nach der verschiedenen Stellung im System der Fall zu sein scheint, da bei *Salvinia*, *Azolla* und *Selaginella* schon eine bis zu gewissem Grade samenähnliche Organisation des Makrosporangiums erreicht ist, wobei zum Teil die Makrosporentwicklung sogar schon beginnt, während das Makrosporangium noch der Mutterpflanze anhaftet; die Entwicklung nur einer Makrospore und der teilweise Einschluß des stark reduzierten Prothalliums in die Makrosporangiumwand bei *Salvinia* verstehen sich im gleichen Sinne, wie auch von der andern Seite die Entdeckung von Spermatozoiden bei einigen Cycadeen und bei *Ginkgo biloba*. Was das Abweichende der Tracht und Wachstumsform der Pteridospermen gegenüber sonstigen Gymnospermen anlangt, so sind auch hier unter den lebenden Cycadeen einige isolierte Formen zu erwähnen, deren Belaubung und Habitus farnartig ist, nämlich die mit fiederaderigen Blättern versehene *Stangeria paradoxa* und die zweimal fiedrige *Bowenia spectabilis*, beide bis zur Auffindung ihrer Fruktifikationsorgane für Farne gehalten („*Lomaria coriacea* KUNZE“ = *Stangeria*)<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Man muß sich eben bei solchen fossilen Gruppen durch das Abweichen von dem Schema in der Belaubung nicht irritieren lassen; wie wir dem Laube nach farnartige Cycadeen haben, so haben wir auch in *Ginkgo*, die früher zu den Koniferen gestellt wurde, einen Vertreter einer ganz anderen Gymnospermengruppe mit farnartigem Laub.

Es ist jedoch nicht möglich, die *Cycadofilices* zu den Cycadophyten, auch nicht in dem weiten von uns hinten angewandten Sinne zu rechnen, da sie im Äußeren, in der Stamm- und Stengelanatomie, den Samen selber eine Reihe von Sondercharakteren zeigen, die ihnen eine entsprechende Stellung zuweisen. Unter den Pteridophyten, unter denen sie z. B. noch in ENGLERS „Syllabus der Pflanzenfamilien“ (7. Aufl. 1912, 101) stehen, können sie schwerlich Platz finden und erhalten am besten eine selbständige Stellung unter den Gymnospermen.

Die wichtigsten hier zu betrachtenden Objekte sind im folgenden besprochen, wobei zunächst mit SCOTT u. a. zwei Gruppen: *Lyginodendreae* und *Medulloseae* unterschieden sind; andere nicht näher klassifizierte Angehörige der Gruppe, die z. T. sicher auch noch besondere Familien repräsentieren, sind dann anhangsweise behandelt. Da bei den ersten beiden Gruppen die Zusammengehörigkeit von Stämmen, Blattstielen, Blättern und Fruktifikationen jetzt zum guten Teil feststeht, so wurden alle diese Teile in diesem Abschnitt zusammen erledigt.

### I. *Lyginodendreae*

a) *Lyginodendron* WILL. Diese Gruppe umfaßt die in ihrer Gesamtheit am vollständigsten bekannten Pteridospermen; es sind Stämme, Wedelstiele und die Wedel selber bekannt, ferner die weiblichen Fruktifikationsorgane, wogegen bei den als männliche, pollentragende Organe ausgegebenen Resten die Zugehörigkeit unbewiesen ist. Die Stämme sind die seit langem aus den Torfdolomiten (coal-balls) bekannten, von WILLIAMSON (Organisation fossil plants IV, 1872) und späteren Autoren als *Lyginodendron*<sup>1)</sup> *oldhamium* BINN. sp. bezeichneten Stämme, die auch als Abdruck wegen ihrer charakteristischen Rindenstruktur leicht erkennbar sind; die Rhachiden sind unter dem Namen *Rhachiopteris aspera* WILLIAMSON (a. a. O. pt. VI, 1874), die Wurzeln als *Kaloxylon Hookeri* WILL. (a. a. O. VII, 1876) bekannt. Eine ausführlichere neuere Darstellung zusammenfassender Art über diese anatomisch bekannten Objekte findet sich z. B. in SCOTT, Studies II. Aufl., ferner von HÖRICH, Abbild. und Beschreib. foss. Pflanzenr. IV, 69, 1906. Die Belaubung ist ebenfalls bekannt, denn es kann nach allem wenig Zweifel sein, daß die lang- und allbekannte *Sphenopteris Hoeninghausi*

<sup>1)</sup> POTONIE hat den Namen *Lyginodendron* durch *Lyginopteris* ersetzt, einmal, weil die von GOURLIE als *Lyginodendron* beschriebenen Rindenabdrücke etwas anderes seien als die *Lyginodendron*-„Farn“stämme, zweitens, um auf die Farnnatur mehr Gewicht zu legen. Da aber der GOURLIESCHE Name überhaupt keine Gattung im Sinne der Systematik darstellt, vielmehr nur auf die *Dictyoxylon*-Rindenstruktur hinweist („*Lyginodendron*-Erhaltungszustand“), so kann man die WILLIAMSONSCHE Umdeutung des Namens wohl annehmen.

BRONGN. diese darstellt. Der Zusammenhang mit den als *Lagenostoma Lomaxi* WILLIAMSON bekannten Samen ist von OLIVER und SCOTT auch in genügender Weise dargetan worden (Philos. Transact. Roy. Soc. 197, 1904, p. 193ff.), dagegen gehören die von KIDSTON (Philos. Trans. Roy. Soc. B. 198, 1906, p. 413ff.) dazu gerechneten *Crossotheca*-Reste nach meiner Ansicht nicht zu *Sphenopteris Hoeninghausi* und damit auch nicht zu *Lyginodendron*; auch die sterilen von ihm dort als *Sphen. Hoeninghausi* abgebildeten Stücke stellen andere Typen dar<sup>1)</sup>.

Wir geben nun im folgenden eine kurze Beschreibung der wichtigsten Einzelheiten und Einzelteile.

Die Stämme (Fig. 112), bis 4 cm stark, zeigen im Innern ein Mark, mit sklerotischen Nestern durchsetzt. Die Außenzone des Marks wird

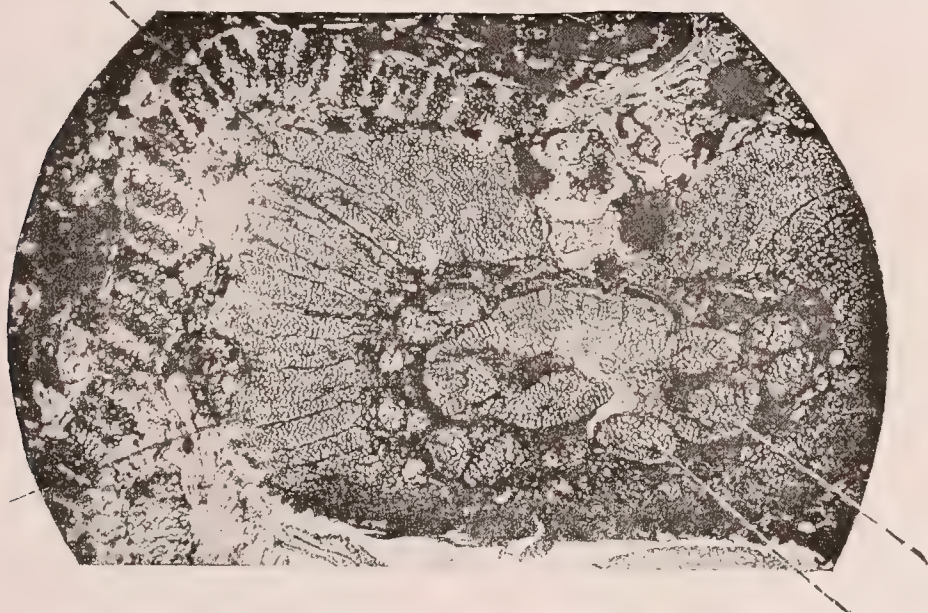


Fig. 112. *Lyginodendron oldhamium* WILL. Querschliff durch ein junges Exemplar mit beginnender Sekundärholzbildung. Nach WILLIAMSON und SCOTT.

von 5—9 rings verteilten Xylem-Leitbündeln eingenommen, die zu den außerhalb des Holzringes liegenden Phloëmbündeln im Verhältnis kollateraler Bündel stehen; sie haben wesentlich zentripetales Xylem. Das Mark (mit den Primärbündeln) wird von einem Holzkörper mit Sekundärzuwachs umgeben, der von ungleich dicken Markstrahlen durchzogen ist; die Holzzellen sind — wie allermeist bei Pteridospermen — araukarioid hofgetüpfelt (s. unter Koniferenhölzer) und die Tüpfel bedecken dicht die ganzen Radialwände. Das Protoxylem ist spiralig-leiterförmig verdickt. Nur selten beobachtet man in dem Holzring „Jahresring-

<sup>1)</sup> Die Einsicht der Originale, die mir der Autor in zuvorkommendster Weise in seiner Sammlung zeigte, hat mich in meiner Ansicht nur bestärkt, die ich auch Herrn Dr. SCOTT gegenüber zum Ausdruck brachte. Dieser teilte mir mit, daß er Zweifel in der gleichen Richtung auch bereits von anderer, englischer Seite, gehört habe.

artige“ Zonen, wohl auf Wachstumsstörungen deutend, die schon WILLIAMSON bekannt waren. Das den Holzring umgebende Cambium ist öfters noch deutlich erhalten. Die Rinde besteht in ihren innersten Lagen aus einem Parenchym mit Steinkörpern ähnlich dem Mark und enthält auch das Leptom (Bastteil), dessen Primärelemente den Hydrombündeln (im Mark) gegenüberliegen. Darauf folgt ein meristematisches Gewebe, das von einigen als Periderm gedeutet worden ist, wogegen jedoch das anscheinende Fehlen von Borkenbildung der Außenrinde spricht. Außerhalb folgt nun ein Parenchym und auf dieses die Außenrinde mit dem im Palaeozoikum auch bei anderen Familien so häufigen



Fig. 113. *Dictyoxylon*-Rinde von *Lyginodendron* im Längs-(+ Tangential-) Schliff. Nach HÖRICH. Vergr.

*Dictyoxylon*-Bau. Es sind radial gestellte, vertikal verlaufende Stereombänder vorhanden, eingebettet in zartwandiges Grundparenchym, die einander streckenweise berühren, so daß im Tangentialschliff ein Bild wie Fig. 113 entsteht. Bei Erhaltung solcher Rindenstruktur im Abdruck entsteht eine der von GOURLIE als *Lyginodendron* beschriebenen ähnliche Skulptur, und ihr Vorhandensein bei *Lyginodendron oldhamium* bildet eins der wertvollsten Mittel zur Identifikation mit den Achsenabdrücken von *Sphenopteris Hoeninghausi* und ihrer ganzen Gruppe (vergl. KIDSTON, Philos. Trans. Roy. Soc. B. 198, p. 416, 1906), die sich durch deren Besitz auszeichnen. Auf diese *Dictyoxylon*-Rinde folgt dann eine dünne Parenchymschicht und die sehr selten erhaltene Epidermis (HÖRICH, a. a. O. p. 11). Die Oberfläche ist mit zahlreichen

stachelig-trichomatösen Anhangsgebilden bekleidet, die von den Abdrücken der *Sphenopteris Hoeninghausi* und ihrer Sippe ebenfalls sattsam bekannt sind. Die (mesarch gebauten) Blattspurbündel nehmen ihren Ursprung von den inneren Primärxylembündeln; sie durchlaufen dann den Holzkörper, außerhalb dessen sie stets in der 5-Zahl sichtbar sind. Von ihrer Abzweigung von den Primärbündeln (im Mark) bis zum Austritt ins Blatt werden etwa zehn Internodien durchlaufen. Im Holzkörper selbst (und noch in der innersten Rinde) zeigen die Blattbündel auswärts einen Sekundärholzteil, der dann ver-

schwindet. Die Blattlücke („foliar gap“), die vor dem das Holz durchziehenden Bündel sichtbar ist, schließt sich dann wieder.

In der Rinde teilt sich das Bündel dann bald in zwei und erinnert dann sehr an die in den Blattstielen und Zapfenachsen von Cycadeen (*Stangeria*), die ebenfalls mesarch sind; in den Cycadeenstämmen sind sie allerdings endarch. Das Studium dieser Verhältnisse wurde speziell durch die palaeobotanischen Befunde im Interesse der Phylogenie angeregt. Die Kollerateral-Struktur verschwindet erst unmittelbar vor dem Übergang in den Blattstiel (*Rachiopteris aspera*), wo sich ein V—W-förmiges Xylem rings von Phloëm umgeben zeigt; die konkave



Fig. 114. *Kaloxylon Hookeri* WILL., Wurzeln von *Lyginodendron*; Querschnitt, den Sekundärzuwachs zeigend. Vergr. Nach WILLIAMSON und SCOTT.

Seite des V liegt nach der höheren Achse zu. Die Struktur des Blattstiels ist durchaus farnartig, im Prinzip ähnlich den Osmundaceen.

Man hat auch an *Rachiopteris aspera* Laub ansitzend gefunden, das ganz ähnlich dem von *Sphenopteris Hoeninghausi* ist, mit etwas eingebogenen Blatträndern, und die Trichombesetzung spricht weiterhin bei den Abdrücken wie bei den strukturbietenden Resten für die Zusammengehörigkeit. Die Häufigkeit der Reste entspricht sich beiderseits ebenfalls durchaus.

Die Wurzelstruktur, als *Kaloxylon Hookeri* beschrieben, ist kurz die folgende. Die Wurzeln, bis ca. 7 mm dick, tragen im Zentrum meist (2—8) zentripetal entwickelte Primärhydrombündel mit Primärleptom und Parenchym dazwischen; eine Endodermis ist ebenfalls beobachtet. Im Jugendzustande nicht immer leicht zu erkennen (z. B. sind ähnlich die ausgewachsenen *Heterangium*-Wurzeln), wird das Bild sehr charakteristisch mit dem Sekundärzuwachs (Fig. 114), der dann das

Leptom vom Primärxylem trennt. Endogen gebildete Seitenwurzeln sind nicht selten. Auch an den Stämmen von *Lyginodendron* finden sich vielfach endogen entstandene Anhangsorgane, vielleicht Stammverzweigungen; doch ist dies noch unsicher. Auf etwaige Abweichungen und Anomalien in der Struktur kann hier nicht eingegangen werden.

Die Annahme der Zugehörigkeit der als *Lagenostoma Lomaxi* beschriebenen Samen zu *Lyginodendron* gründet sich einmal auf die Übereinstimmung der Struktur der Samen tragenden drüsigen Achse mit *Rach. aspera* ferner auf die Anhangsorgane der Cupula (Fig. 115, 116), die mit denen von *Rachiopteris aspera* (bezw. *Sphenopteris Hoeninghausi*) übereinstimmen, und kann ebenfalls als einwandfrei bezeichnet werden. Über die Struktur des Samens, der wie alle ähnlichen bisher ohne Embryo gefunden ist, vergl. besonders: OLIVER, SCOTT, Philos.

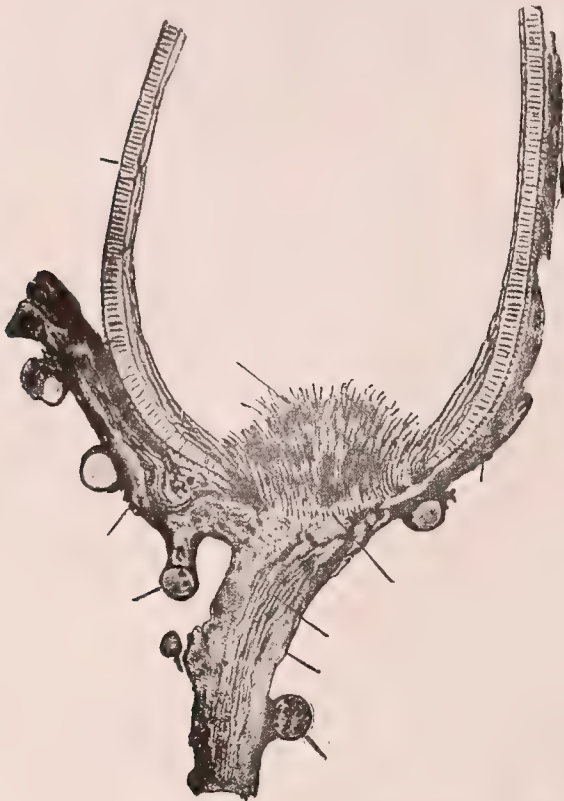


Fig. 115. *Lagenostoma Lomaxi* WILL. Stiel und Kupula mit Drüsen; in der Kupula der Same (Testa). Vergr. Nach WILL. u. SCOTT.

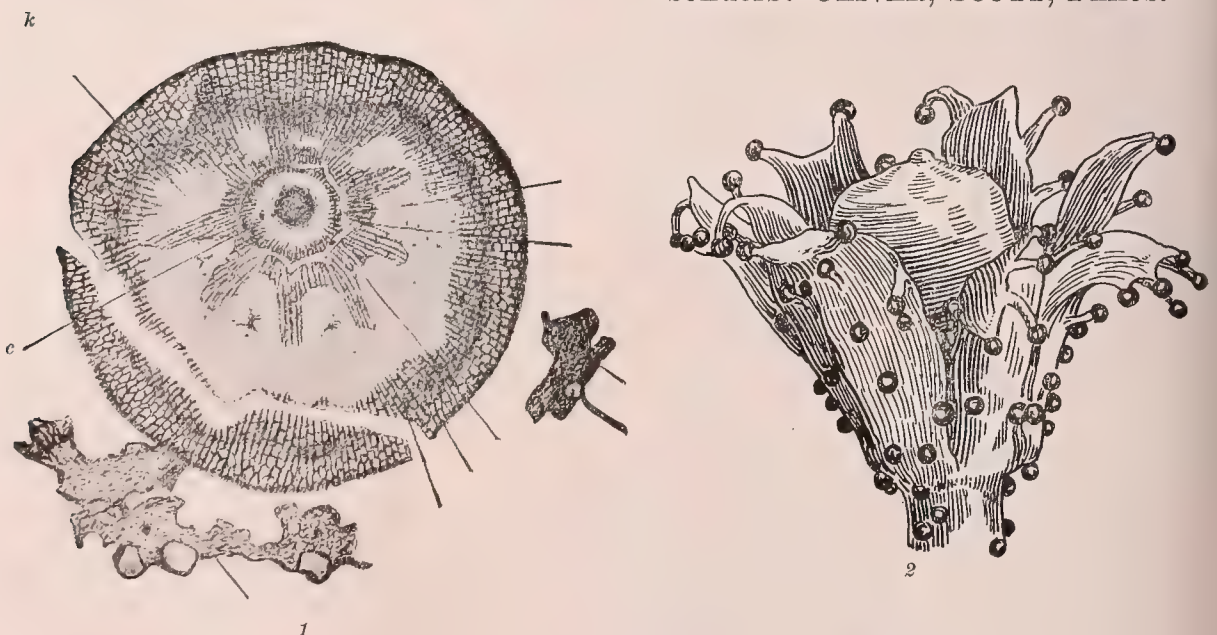


Fig. 116. *Lagenostoma Lomaxi* WILL. 1 Querschliff in Höhe der Pollenkammer, *c* Mikropylenkegel, *k* die 9 Pollenkammerabteile. 2 Rekonstruktion des Samens mit Kupula und Drüsen. Vergr. Nach WILL. u. SCOTT.



Transact. Roy. Soc. B. 197, 1904, p. 193 ff.. Die Samen (Fig. 115 u. 116) sind klein, ellipsoidisch, haben am Gipfel eine charakteristische Pollenkammer wie Cycadeensamen; das Innere zeigt nur noch Andeutungen des Nucellus und der Makrospore. Die Samenschale zeigt außen eine Reihe palisadenartiger Zellen, darunter ein stereomatisches Gewebe. Der Same löste sich später aus der Cupula durch eine Art Trennungsgewebe los. Die Leitbündel der Cupula waren mesarch wie bei *Lyginodendron*. Der Same ist orthotrop und bis auf die Anheftung an der Basis frei, mit einem Integument. Dieses springt oben allseitig gegen die Pollenkammer vor und ist in neun dickwandige Kammern geteilt, deren zartwandiges Innengewebe fast immer zerstört ist und vielleicht wasserspeichernd gewirkt hat. Der Hohlraum der Pollenkammer selbst ist sehr eingeengt — mehrmals sind Pollen darin gesehen worden — durch eine in ihrer Form dem Hohlraum angepaßte bis zur Mikropyle aufragende Säule. Das Fehlen des Embryo bei diesen Samen wird dahin gedeutet, daß dieser erst nach dem Abfallen zur Entwicklung kam, wie man das ähnlich bei gewissen Cycadeensamen findet. Außer *Lagenostoma Lomaxi* sind noch, z. T. in Abdrücken, einige andere Arten bekannt, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann (*Lag. Sinclairi* KIDSTON, *Lag. ovoides* WILL.). Verwandt mit *Lagenostoma* ist auch das eigenartige *Physostoma elegans* WILL. (OLIVER, Ann. Bot. 23, 1909, p. 73 ff.), dessen Pollenkammer von 10—12 freien „Tentakeln“ umgeben ist, die mit den Kammern von *Lagenostoma* homologisiert werden; rings ist der Same dicht mit Härchen besetzt. Besonders in dem Bau des oberen Teils von den genannten verschieden ist ein anderer Samentypus *Conostoma* (OLIVER und SALISBURY, Ann. Bot. XXV, 1911, p. 1 ff.), der mit den vorigen von OLIVER zu der Gruppe der *Lagenostomeae* vereinigt wird. An diese schließt er auch die eigenartigen *Gnetopsis*-Samen an, die aus dem Permokarbon von St. Etienne (und Commeny) stammen und neuerdings auch aus dem mittl. Prod. Karbon Nordfrankreichs bekannt geworden sind; die Samen zeigen mehrere Beziehungen zu den Lagenostomeen. Eigentümlich sind bei ihnen die federförmigen 2—3 langen Anhängsel, die vielleicht der Windverbreitung der kleinen Samen gedient haben.

Mit den Cupulen von *Lagenostoma*-Arten werden neuerdings fast von allen Palaeobotanikern die von STUR als „*Calymmotheca Stangeri*“ aus den Schichten des Unteren Produktiven Karbons Oberschlesiens bekanntgemachten und von ihm selbst wohl mit Recht auf *Sphenopteris Stangeri* bezogenen Reste (Fig. 54) in Beziehung gebracht, die bis dahin als Farnsporangien aufgefaßt waren. Es erscheint dies sehr plausibel, da einerseits *Sphenopteris Stangeri* sicher zur *Sphenopteris Hoenighausi-Lyginodendron*-Gruppe gehört und da nach den neueren anatomo-

mischen Untersuchungen KUBARTS *Lyginodendron* in den unteren Schichten Oberschlesiens sogar in mehreren Arten vertreten ist (KUBART, Österr. bot. Monatsschr. 1914, S. 8ff.). Weiterhin hat GRAND' EURY im Becken der Unteren Loire (Nantes) die ebenfalls zur *Lyginodendron*-Gruppe gehörige *Sphenopteris Dubuissonis* BRONGNIART mit *Lagenostoma*-ähnlichen Samen vergesellschaftet gefunden. Die Samen, die zu

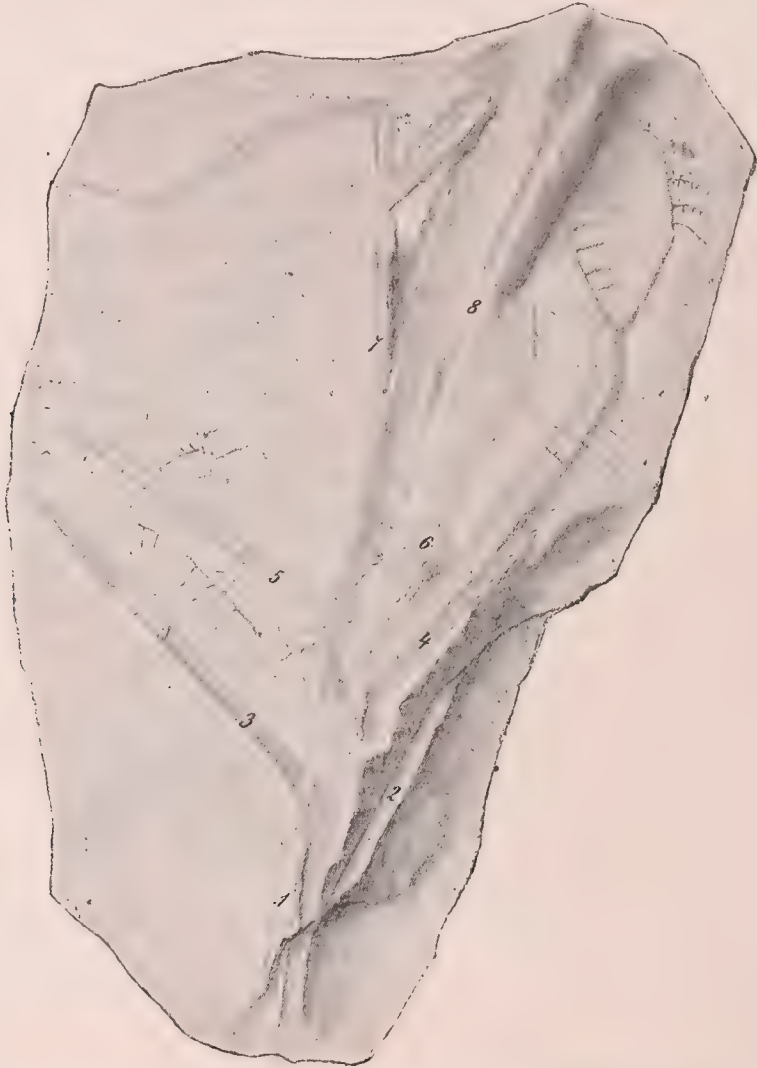


Fig. 117. Vollständiges Stück einer *Sphenopteris* der *Lyginodendron*-(*Hoeninghausi*-) Gruppe. Die Hauptachse entspricht *Lyginodendron*; 1—8 Wedel (*Rachiopteris aspera*), von denen Nr. 4 noch die typische Gabelung zeigt. Concordiagr. b. Hindenburg, O.-S., unter dem Sattelflözhorizont.  $\frac{1}{2}$ .

*Calymmotheca Stangeri* gehört haben mögen, sind aber unbekannt. Die ebenfalls zu *Calymmotheca* gerechneten Kulmarten *C. bifida* und *affinis* gehören offensichtlich einer ganz anderen Gruppe an, worauf u. a. der abweichende Aufbau des Wedels hinweist, der bei der *Hoeninghausi*-Gruppe ganz und gar einheitlich ist: *Lyginodendron* als Stamm trägt einmal gegabelte Wedel mehr oder minder starker Differenzierung (meist jede Gabel zweimal gefiedert), und zwar sind sowohl das Fuß-

stück wie die Gabelstücke beblättert (Fig. 117). Die Rekonstruktion von SCOTT z. B. in seinen Studies ist daher insofern falsch, als die Wedel ungegabelt dargestellt sind.

Was die männlichen Organe anlangt, so sind diese, wie vorn bemerkt, unbekannt, da die Zugehörigkeit der *Crossotheca*-Arten, die KIDSTON darauf bezogen hat, unbewiesen ist (S. 63). Ebenso ist die von BENSON ausgesprochene Zugehörigkeit von *Telangium Scotti*, *Calymmotheca* oder *Crossotheca* ähnlicher Cupulen, zu *Lyginodendron* von englischer Seite selbst abgelehnt worden; man weiß von *Telang.*, das übrigens wieder mit gewissen Calymmotheken verglichen wird, noch nicht einmal, ob es als pollentragendes Organ oder als Cupula von Samen anzusprechen ist.

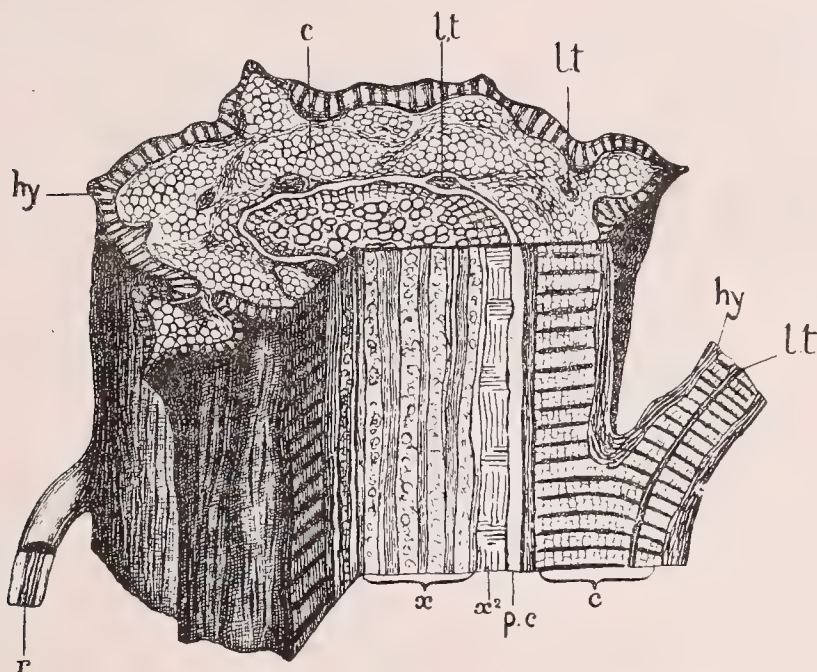


Fig. 118. *Heterangium Grievei* WILL. Perspektivische Darstellung eines Stammstücks.  $x$  Zentralstele u. Protoxylem,  $x_2$  Sekundärholz,  $lt$  Blattspuren,  $c$  Rinde mit horizontalen sklerotischen Gewebeplatten,  $hy$  Hypoderm mit „Sparganum-Struktur“,  $r$  Adventivwurzel.

Aus SCOTT nach WILLIAMSON. Vergr.

b) *Heterangium* CORDA ist in mehreren Arten vom Kulm bis zum Perm bekannt. Am besten untersucht ist *Heterangium Grievei* aus dem Kulm bzw. unteren Prod. Karbon, bei dem man auch die Belaubung und allem Anschein nach auch Samen kennt (Fig. 118). Die Struktur der Stämme ist ähnlich denen von *Lyginodendron*; abweichend sind 1. das Vorhandensein von Hydromsträngen im Mark, 2. das nur gering entwickelte Sekundärholz von sonst ähnlichem Bau wie bei *Lyginodendron*, 3. das Vorhandensein sklerotischer horizontalliegender Gewebeplatten in der Mittelrinde, die das wertvollste Mittel zur Identifizierung mit Abdrücken bieten (sie erscheinen im Abdruck als hervortretende

Querriefen); 4. die Struktur der Außenrinde zeigt zwar auch eine Art *Dictyoxylon*-Struktur, aber mit viel weniger und zerstreuten Anastomosen der auch schwächeren Sklerenchym-Bänder, die im Abdruck kaum hervortreten („Sparganum“-Struktur von SOLMS). Die Blattbündel ähneln im Verlauf denen von *Lyginodendron*, sind aber in der Rinde nur bei einigen Arten zweiteilig (bei *H. Grievei* nicht) und zeigen ursprünglich kollaterale, im Blattstiel selbst konzentrische Struktur.

Es ist ganz zweifellos, daß als Belaubung zu *Heterangium Grievei*, *Diplomema adiantoides* SCHLOTH. sp. (= *Sphenopteris elegans* BRONGN.) gehört, die in Schottland, von wo *H. Grievei* stammt, in ähnlichen Horizonten vorkommt; die Blattstiele mit ihren Querriefen (Fig. 70b) sehen denen von *Heterangium* im Kalkstein von Pettycur vollkommen gleich. Schwieriger ist es schon, die Frage zu beantworten, wozu die Heterangien des mittl. Prod. Karbons gehört haben können. Es gibt indes auch hier einige Sphenopteriden wie *Sph. striata* GOTH. (= *obtusiloba* auct.), deren Rachidenstruktur (mit Querriefchen) einen Zusammenhang nahelegt (vielleicht auch *Mariopteris*?).

Was die Verwandtschaft mit *Lyginodendron* anlangt, die schon von WILLIAMSON ausgesprochen worden war, so sind in neuerer Zeit hierfür die Untersuchungen von KUBART von hohem Interesse (Österr. bot. Zeitschr. 1914, p. 8, T. II). Er konnte eine ganze Serie vermittelnder Typen von *Heterangium* und *Lyginodendron* aufstellen, die in Torfdolomiten der oberschlesischen Randgruppe (Koksflöz) enthalten waren. *Het. Grievei* fehlt hier noch, obwohl *Dipl. adiantoides* wohl bekannt ist. Er fand Heterangien, bei denen eine Differenzierung des Zentralhydroms gegen die peripherisch liegenden Primärhydrombündel, wenig ausgeprägt war, Sekundärholz fehlte ebenfalls. Die Primärbündel zeigen sich vielmehr erst kurz vor ihrem Abgang als Blattspur. Bei anderen Arten ist die Differenzierung sofort deutlich; ferner beginnt das Zentralhydrom (Protostele) sich auf Kosten von Parenchymbildung zu reduzieren; auch tritt ziemlich mächtiges Sekundärholz auf. So wird allmählich zu *Lyginodendron* übergeleitet; bei einer *L.*-Art konnten sogar noch einzelne Hydromelemente in dem sonst natürlich ganz parenchymatischen Mark nachgewiesen werden („gemischtes Mark“) als Reste der Zentralstele; diese Reste sind bei *Lyginodendron* sonst ganz verschwunden. Da das Koksflöz dem Horizont nach zwischen den Schichten von *H. Grievei* und den *Lyginodendron oldhamium*-Schichten liegt, so ist die Deutung dieser Typen als eine zeitlich aufeinander folgende Entwicklungsreihe wohl sicher richtig. Ausführlichere Mitteilungen von KUBART bleiben noch abzuwarten. Die Markbildung wird nach dem obigen in ähnlicher Weise verlaufen sein wie bei den Osmundaceen und Zygopterideen (S. 54). Als Same soll nach BENSON (Trans. Roy.

Soc. Edinburg, LI, No. 1, 1914) zu *Heterangium Grievei* *Sphaerostoma* (*Conostoma*) *ovale* WILL. sp. gehören, ein in den Grundzügen mit *Lagenostoma* und *Physostoma* übereinstimmender Typus, der häufig neben *H. Grievei* in den Pettycur-Kalken vorkommt; männliche Organe sind unbekannt.

*Heterangium Grievei* — *Diplotmema adiantoides* waren Pflanzen mit langen dünnen Stämmen, wahrscheinlich kletternd, an denen in gewissen meist ziemlich nahen Abständen die zarten, gabeligen *Diplotmema*-Wedel ansaßen.

Hinzugefügt sei hier noch, daß Verfasser vor kurzem in der Sammlung der Geol. Landesanst. Berlin ein Stück von *Diplotmema adiantoides* aus den Waldenburger Schichten, wo die Art gemein und leitend ist, aufgefunden hat, das noch mit der Axe in Zusammenhang befindliche Cupulen vom Charakter der *Calymmotheca Stangeri* zeigt.

Noch wichtiger ist ein anderes noch vor dem vorigen ebendort aufgefundenes Stück von *Sphenopteris dicksonioides* GÖPPERT aus denselben Schichten, das in unzweifelhaftem Zusammenhang mit der Achse Kupulen und Samen zeigt, die im ganzen dem *Lagenostoma*-Typ zu entsprechen scheinen. Dieses Stück ist das erste, wo bei einer *Sphenopteris* der Zusammenhang mit bestimmten Kupulen und Samen ohne weiteres klar zu sehen ist, während ja bei *Sphenopteris Hoeninghausi* die Aufklärung des Zusammenhangs der einzeln getrennt gefundenen Teile einen großen Arbeitsaufwand und viele Mühe verursacht hat.

## 2. Medulloseae

*Medullosa* COTTA. Die Gattung stellt den wichtigsten Repräsentanten der Gruppe dar, der auch am längsten bekannt ist (COTTA, Dendrolithen, 1832, p. 65, t. 12, 13). In früherer Zeit nur aus permokarbonischen Schichten bekannt, sind jetzt auch mehrere Arten in dem Mittl. Prod. Karbon gefunden, die einfacher gebaut sind als die späteren, weswegen wir mit ihnen beginnen.

*Medullosa anglica* SCOTT (Philos. Trans. Roy. Soc. B, 191, 1899, 81ff.), ein Stamm von ca. 7—8 cm Durchmesser (mit den Blattbasen, die mit dem Stamme eine große Strecke zusammenhängen). Die Oberfläche ist dicht - fein - längsgestreift, infolge von zahlreichen sklerenchymatischen Hypodermalsträngen, die auch die Blattstiele zeigen. Der Stamm zeigt mehrere (hier 3) Zentralstelen von unregelmäßig-elliptischem Querschnitt, die in längeren Zwischenräumen miteinander anastomosieren. Jede Stele enthält im Zentrum Primärxylem mit Parenchym, darum herum Sekundärholz vom Bau der Lyginodendreen, erinnert also sehr an *Heterangium*. Jede Stele hat ihr eigenes Phloem um sich herum. Dieser Stammbau ist der Typus aller Medulloseen: polysteler Bau des Stammes in Verbindung mit Sekundärzuwachs der

Einzelstelen, ein Typus, der bei lebenden Pflanzen unbekannt ist, dagegen fossil z. B. bei den Cladoxyleen schon vorher vorkommt (S. 141). Die Blattbündel entspringen außen an den Stelen, sind rund und zeigen Sekundärholz, das aber beim Durchlaufen der Rinde verloren geht, wobei sich dann die Bündel in zahlreiche einzelne kollaterale Bündelchen auflösen, die nur noch spiralig-treppenförmige Verdickung zeigen und exarch gebaut sind (Protoxylem nach außen). Die Rinde des Stammes ist sonst parenchymatisch, von zahlreichen Sekretions (? Gummi-)kanälen durchzogen. Um die Stammstelen liegt noch im Stamm ein periderm-artiges Gewebe.



Fig. 119. *Medullosa stellata* COTTA. Teil des Querschnitts in  $\frac{2}{1}$ . *St*, *st*<sub>1</sub> u. *st*<sub>2</sub> „Sternringe“, *Shi* zentripetales und *Sha* zentrifugales Sekundärholz eines „Plattenringes“, *Pm* dessen Mark, *Sc* Skelettbündel. Nach WEBER-STERZEL.

Die Blattstiele von *Medullosa anglica* waren dick und groß, an der Basis an 4 cm dick. Sie sind seit langem bekannt unter dem Namen *Myeloxylon* BRONGN. (*Stenzelia* GÖPPERT, *Myelopteris* REN.) und stehen in spiraliger Folge ziemlich dicht übereinander an den Stämmen. Sie finden sich sowohl in den Torfdolomiten wie in den Lagerstätten der permischen Kieselpflanzen viel häufiger als die Medullosen selber, was bei der Abfälligkeit der Wedel leicht verständlich ist. Sie bestehen aus Grundparenchym mit zahlreichen, konzentrisch angeordneten kleinen Gefäßbündeln, außer denen man zahlreiche Sekretionsgänge (? Gummigänge) bemerkt. Die Rinde ist wie bei *Medullosa* mit zahlreichen subepidermalen Sklerenchymsträngen versehen. Die Gefäßbündel sind kollateral, mit zentripetalem Holzteil, also abweichend von den Cycadeen-Blattspuren, die auch zentrifugales Holz zeigen.

Wurzeln von *Medullosa anglica* sind ebenfalls bekannt, sie entspringen in vertikalen Reihen zwischen den Blattbasen, zeigen triarche Struktur und Sekundärzuwachs.

Die jüngeren permokarbonischen Medullosen (vergl. besonders: WEBER-STERZEL, Beiträge zur Kenntnis der Medulloseae, 1896<sup>1</sup>); RENAULT, Etude du genre *Myelopteris* 1875) zeigen gegenüber den karbonischen<sup>2</sup>) eine Anzahl bemerkenswerter Komplizierungen. Zunächst ist die Anzahl der Zentralstelen bedeutend größer (Fig. 119, 120); sie treten hier in Form von Sternen („Sternringe“) oder Platten („Plattenringe“) auf, unter denen auch in Teilung begriffene beobachtet sind (Fig. 121). Diese „Sternringe“ und „Plattenringe“ haben im Prinzip die gleiche Struktur wie die Stelen von *Medullosa anglica*, im Zentrum ein Protohydrom führendes Mark (Figur 122, 123), um dieses herum hofgetüpfeltes Sekundärholz (Fig. 121 c). Höchst bemerkenswert ist das

Vorkommen eines oder zweier (mehrerer) Sekundärholz- (und Bast-) ringe bei Medullosen, die den mit den Einzelstelen erfüllten Zentralteil umgeben (WEBER-STERZEL, a. a. O., t. I., Fig. 3, u. ä.); man kann diesen Holzteil sich durch Verschmelzen konzentrisch angeordneter Reihen von Plattenringen entstanden denken, wie sie von *Medullosa Solmsi* bekannt sind (Fig. 120). Ein solcher *Medullosa*-Stamm mit mehreren Zuwachsperioden des Außenholzes erinnert

außerordentlich an die Zuwachsart der lebenden *Cycas*-Stämme, denen allerdings die Zentralbündel im Mark fehlen, solche kommen indes interessanter Weise als Abnormitäten vor, bei *Encephalartos* z. B. gar nicht selten.

Die Leitbündel der Blattstiele (*Myeloxylon*) zeigen hier oft die Erscheinung der „Diploxylie“ (Endarchie), wie sie von Blattbündeln der Cycadeenblattstiele bekannt ist (Fig. 124), d. h. also hier neben dem zentrifugalen auch etwas zentripetales Hydrom. Es muß dies als eine

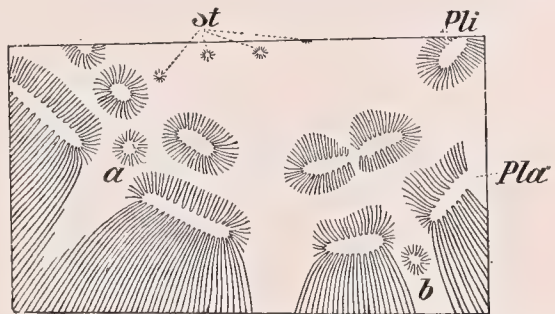


Fig. 120. *Medullosa Solmsi* SCHENK in <sup>2</sup>/<sub>1</sub>. Pli innere und Pla äußere „Plattenringe“, letztere mit starkem zentrifugalem Sekundärholz, a und b von den inneren Plattenringen abgezweigte „Sternringe“. Nach WEBER-STERZEL.

<sup>1</sup>) Hier wurde zuerst die Zugehörigkeit von *Myeloxylon* zu *Medullosa* erwiesen, die SOLMS-LAUBACH (Einleitung 1887, S. 164) schon vermutet hatte. Ein besonders schönes Stück ist in einem nachgelassenen Werk von STERZEL († 1915) enthalten (Abh. Kgl. Sächs. Ges. Wiss., Bd. 35, 1918, V, S. 72).

<sup>2</sup>) Von solchen wurden neuerdings noch andere Arten entdeckt, wie *Medullosa centrophilis* FRAINE (Ann. Bot. XXVIII, 1914, S. 251) und *Medullosa pusilla* SCOTT; sie schließen sich im ganzen an *Med. anglica* an, doch mit verschiedenen Abweichungen.

weitere Beziehung zu den Cycadeen aufgefaßt werden, wozu die Medulloseen früher auch einfach gerechnet wurden.

Unsere Kenntnis der Belaubung der Medulloseen kann heute als weitgehend gesichert bezeichnet werden. Fragt man sich zunächst ohne Rücksicht auf etwa konstaterbare Zusammenhänge durch Vergleichung der Rindenstruktur der *Myeloxyla* mit bekannten Stengelabdrücken von Wedeln, welche von diesen dazu gehört haben könnten, so fällt der Blick leicht auf die von GRAND'EURY mit *Aulacopteris* bezeichneten dicken Spindeln mit stärkerer Längsstreifung; in der Tat müssen die langen hypodermalen Bastplatten der *Myeloxyla* (SOLMS „Sparganum-Struktur“) derartige Abdrücke geliefert haben. Diese *Aulacopteris*-Spindeln aber sind charakteristisch besonders für Neuropteriden, Alethopteriden, Odontopteriden, Callipteriden u. dergl., und in der Tat hat man für die Zugehörigkeit dieser Wedelformen zu Medulloseen weitere An-

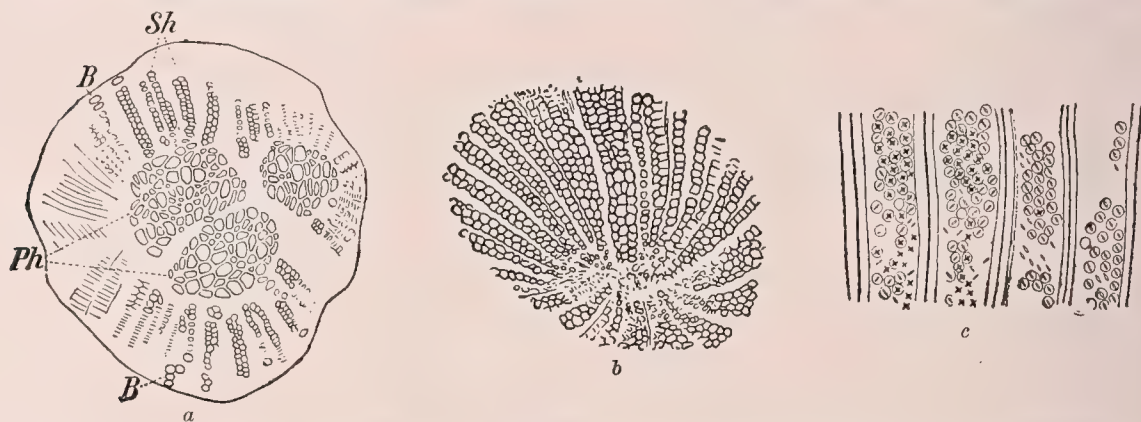


Fig. 121. *a* Sich teilender Sternring von *Med. stellata*. *Ph* Protohydrom, *Sh* Sekundärholz, *B* Phloem. *b* „Sternring“ a. d. Mark von *Med. Solmsi*. *c* Radialschliff durch Sekundärholz von *Med. stellata* mit Hoftüpfeln. Vergr., *c* stark vergr. Nach WEBER-STERZEL.

halte. SCOTT hat mit *Medullosa anglica* in denselben Knollen Fiedern von *Alethopteris*-Habitus gefunden, und ähnliches hatte bereits früher RENAULT gesehen, der Spindeln von *Myeloxylon*-Bau in Zusammenhang mit *Alethopteris*- und *Neuropteris*-Fiedern beobachtete. Auch für *Odontopteris* wird dasselbe von GRAND'EURY berichtet, und STERZEL betont die Möglichkeit, daß auch noch *Taeniopteris* und Callipteriden in Frage kommen könnten. Am gesichertesten erscheint der Zusammenhang mit Alethopteriden und Neuropteriden; bei letzteren zunächst wohl nur mit der imparipinnaten Gruppe (S. 100). LOTSY (Vorles. Botan. Stammesgeschichte, II, 1909, S. 725) hat sogar schon eine Zweiteilung von *Medullosa* nach der Belaubung vorgeschlagen, nämlich *Neuroptero*- und *Pecoptero-Medullosa*, was uns aber verfrüht erscheint.

Die Fruktifikationsorgane der Medulloseen sind verhältnismäßig noch wenig bekannt, und die Zurechnung gewisser Samen und Sporenträger beruht zum guten Teile auf Kombinationen oder auf der Annahme,



daß die Zusammengehörigkeit zwischen *Medullosa* und gewissen Wedeln erwiesen sei, was man auch für Alethopterideen und Neuropterideen wohl annehmen kann. Zunächst ist zu erwähnen der Fund von seiten

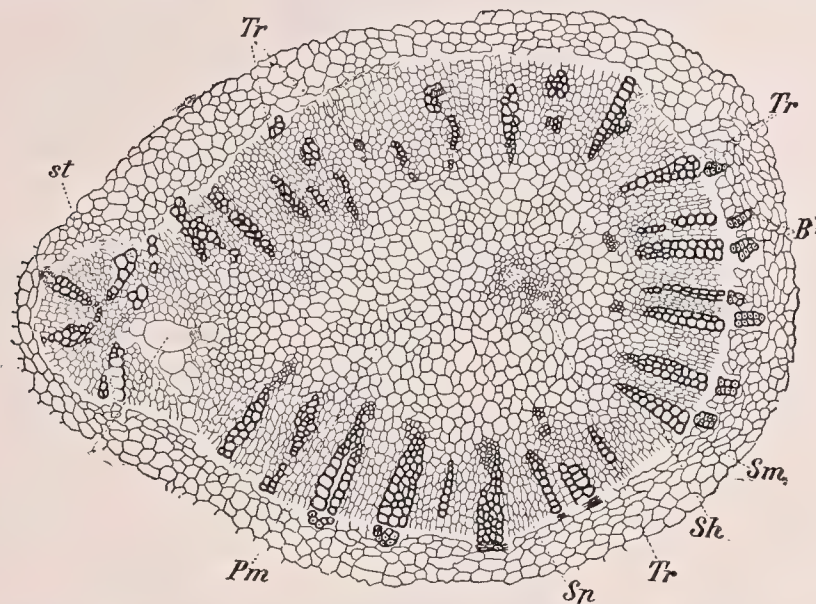


Fig. 122. „Sternring“ aus dem Zentralmark von *Med. stellata* COTTA, <sup>13</sup>/<sub>1</sub>. Pm Mark. Tr Primärhydroiden, Sh Sekundärholz, B Stereom(Bast-)zellen, Sp Markstrahlen, st ein in Ablösung begriffener kleiner „Sternring“. Nach WEBER-STERZEL.

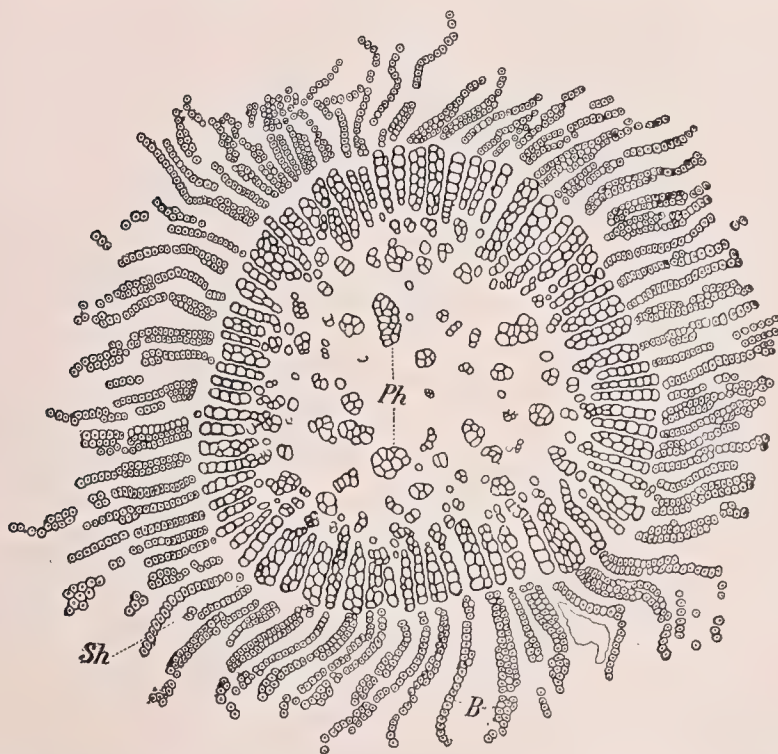


Fig. 123. „Sternring“ aus dem Hauptmark von *Med. Leuckarti* GÖPP. u. STENZEL, stärker vergr. Ph Protohydrom, Sh Sekundärholz, B Skelettgewebe. Nach WEBER-STERZEL.

KIDSTON'S (Fig. 90), der *Rhabdocarpus*-artige Samen in Cupulen am Gipfel von Stielchen fand, die deutlich Fiederchen von *Neuropteris*

trugen (Philos. Trans. Roy. Soc. B. 197, 1904, p. 1); leider ist die innere Struktur auf Grund der in Eisenstein erhaltenen Exemplare nicht genauer untersuchbar. Bereits viel früher (1887) hatte KIDSTON eine andere Form eines fruktifizierenden Exemplars von *Neuropteris heterophylla* beschrieben, das stark verzweigte lange Stielchen eines Wedelgipfels von *N. heterophylla* zeigte, mit kleinen, anscheinend 4-klappigen Kapselchen an der Spitze, die jetzt, vielleicht mit Recht, als die männlichen Organe von *Neuropteris* gedeutet werden. Es sei noch einmal betont, daß mit *Neuropteris* hier nur die imparipinnaten gemeint sind; für die paripinnaten ist (S. 100) *Potonia* als männliches Organ anzunehmen, die Samen dazu sind aber ganz unbekannt.

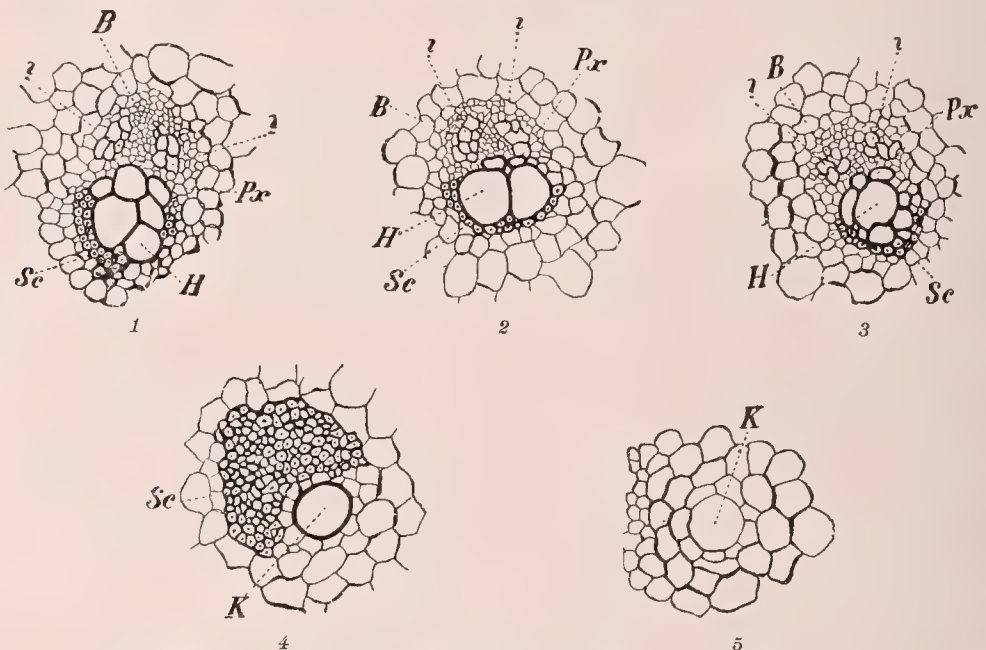


Fig. 124. *Myeloxylon Landrioti* REN. sp., stärker vergr. 1—3 Leitbündel, 4 (? Gummi-) Kanal mit Sklerenchymbündel, 5 desgl. ohne Skelettzellen, H Hydroiden, Px Protoxylem, Sc Sklerenchymzellen, B Phloënteil, K Kanäle (? Gummigänge), ? zentrifugales Hydrom (Diploxylye). Nach WEBER-STERZEL.

SCOTT hat nun in den Knollen mit *Medullosa (Alethopteris)* Samen vom Typus *Trigonocarpus* gefunden, die er auf diese (*Alethopteris*) bezieht, und dies wird auch wohl richtig sein, da ein Zusammenvorkommen von *Trigonocarpus* mit *Alethopteris*-Abdrücken im Karbon vielerorts, auch bei uns beobachtet ist. Die Struktur von diesen mit *Tr. Parkinsoni* identifizierten Samen wird von SCOTT in seinen „Studies“ (II. Aufl., S. 452) eingehend erläutert. Es handelt sich um große Samen mit drei Rippen („*Trigonocarpus*“), deren Hälfte der Länge nach die Micropyle einnimmt, die in einer „geflügelten“ Hülle saß, die den ganzen Samen umgibt; die Rippung selber sitzt auf der dicken Samenschale. Der Nucellus hat eine deutliche Epidermis und scheint von der Chalaza an frei innerhalb des Integuments dagestanden zu haben; er endet oben

in eine Pollenkammer. Auch die als *Stephanospermum*, *Aetheotesta* bezeichneten Samen werden mit Medulloseen in Verbindung gebracht, und GRAND' EURY bezieht auch die großen *Pachyteta*-Samen auf *Alethopteris*, indes ist dies alles weniger begründet.

Im Karbon und Rotliegenden finden sich isolierte Samen, zum großen Teil noch unbekannter Zugehörigkeit. Man hat sie nach der Form und äußerlich wahrnehmbaren Merkmalen rubriziert. Über diese wird eine kurze Übersicht beim Kapitel Gymnospermen geboten werden.

Andere Medulloseen-artige Typen zum Teil unsicherer Stellung. *Colpoxylon* BRONGNIART (RENAULT, Bassin Houiller d'Autun et d'Epinac, 1896, Flore foss. pt. II) sind eigenartige Stämme mit einer oder zwei Stelen unregelmäßig geschwungener Form, in deren Markteil sich Hydrom zerstreut findet. Perm von Autun.

*Steloxylon* SOLMS, Stammreste mit Blattbasen, unsicheren Alters, stellt vielleicht die älteste Medullosee dar, wenn die am gleichen Ort in der Kirgisensteppe gefundene *Clepsydropsis kirgisica* das gleiche Alter hat (?Kulm). Es zeigt zahlreiche runde, anastomosierende Stelen im Stamm in regelloser Verteilung; die Blattbündel in den Blattbasen sehen genau wie die im Stamme aus.

*Sutcliffia* SCOTT (s. SCOTT, Trans. Linn. Soc. London, 2. ser. B, VII, pt. 4, 1906, p. 45; FRAINE, Ann. Bot. XXVI, 1912, p. 1031). Rinde von *Myeloxylon*-ähnlichem Bau; abweichend von den sonstigen Medulloseen ist der Besitz nur eines Holzkörpers von exarchem Bau, der *Heterangium* oder *Med. anglica* ähnlich ist. Sekundärholz war zuerst nur schwach entwickelt gefunden, doch hat FRAINE an einem zweiten Stück aus genau derselben Schicht und Stelle („roof-nodules“ von Shore-Littleborough) beträchtliches Sekundärholz nachgewiesen. Von der Zentralstele sondern sich größere Stelenteile ab, die zum Teil anastomosierend den Holzkörper umgehen. Die Blattstiele waren wie *Myeloxylon* gebaut. *S.* soll die primitivste Medullosee sein.

#### Verschiedene wichtigere Cycadofilices oder verwandte Gruppen unsicherer Stellung

Cladoxyleen. Polystele Stämmchen mit etwa V-förmig gebogenen Stelenquerschnitten, die Sekundärzuwachs zeigen, dessen Zellen Treppenv Verdickungen besitzen; einfache Markstrahlen vorhanden. Es ist möglich, daß die verschiedenen Arten und verwandten „Gattungen“ wie *Arctopodium* und *Hierogramma* UNGER nur Altersstadien derselben Pflanzen sind. Die Stämme sind also nach Art der Medulloseen gebaut, haben jedoch Treppentracheiden. In neuerer Zeit hat P. BERTRAND (C. R. Ac. Sc. Paris 16. Nov. 1908) noch mehrere Gattungen vereinigt und die Cladoxyleen für Farne erklärt, und zwar für die Stämme von *Clepsydropsis*, was er auch für *Steloxylon* behauptete (S. 117). Indes hat SOLMS diese Annahme zurückgewiesen, da eine von ihm

bekannt gemachte Blattspur von *Cladoxylon* mit *Clepsydropsis* keine Ähnlichkeit hat. Die systematische Stellung ist noch zweifelhaft. Die Reste stammen aus dem unteren Kulm von Thüringen. Verwandt mit *Cladoxylon* ist auch *Völkelia* aus dem Falkenberger Kulm (Schlesien; s. SOLMS, Zeitsch. Bot. 1910, S. 529), auf die hier aber nicht weiter eingegangen werden kann. Es scheint, daß eine nähere Verwandtschaft mit den Medulloseen, an die man wohl früher gedacht hat, nicht besteht; dagegen scheinen Cladoxyleen und Medulloseen zwei parallele Entwicklungsreihen darzustellen, die eine (*Medull.*) mehr cycadeoïd, die andere (*Clad.*) mehr filicoïd (SCOTT, SOLMS).

Cycadoxyleae (*Cycadoxylon*, *Ptychoxylon* REN.). Es sind von dieser merkwürdigen Gruppe nur wenige Reste aus dem Permokarbon und Mittl. Prod. Karbon bekannt. *Cycadoxylon Fremyi* REN. zeigt einen mit dicken Markstrahlen durchsetzten Holzring (Phloëm außen) aus Treppentracheïden; das Mark zeigt weitere (zwei oder mehr) „anomale“ Holzringe zentripetaler Entwicklung (Phloëm innen). Aus dem englischen Karbon ist ein dickerer Stamm bekannt (14 cm dick). Bei *Ptychoxylon* ist der Hauptholzring (durch Austritt der Blattspuren) unterbrochen, die Teile eigentümlich übereinander greifend. Zu dieser Gruppe wird von RENAULT der problematische „*Cycadospadix*“ *Milleryensis* als Zapfen gerechnet, der jedoch mit *Cycadospadix* im eigentlichen Sinne nichts zu tun hat, und dessen Zugehörigkeit zu diesen Stämmen auch unerwiesen ist.

Protopityeae (s. SOLMS, Bot. Zeitg. 1893, S. 197). Dicke Stämme, aus dem Unterkarbon, mit Sekundärholz, das aus eigentümlich halb hof-tüpfelig, halb treppenartig verdickten Tracheïden besteht. Beblätterung zweizeilig; Blattspuren beim Austritt aus dem Holzteil sich sofort gabelnd; danach hatte auch *Protopitys* den Verzweigungstyp, der bei Zygopterideen, *Bothrodendron* und *Ulodendron* bekannt ist (s. diese). Im Zentrum zeigt sich ein elliptisches „Zentralmark“, das außen viele Hydroiden enthält, die die Markstrahlen von dem Innenparenchym abschneiden. Isolierter Typus, von SOLMS zu den Archegoniaten gerechnet. Kulm.

Calamopityeae. Die Familie enthielt bisher nur die Gattung *Calamopitys*; die neuerdings von ZALESSKY als besondere Gattungen angesehenen *Mesopitys Tschichatcheffi* GÖPP. sp., *Eristophyton* usw. gehören ebenfalls hierher, vielleicht auch die *Pitys*-Arten, die im Prinzip ähnlich gebaut sind. Manche bringen die Pityeën näher an die Cordaïteen, wobei die Poroxyleen als vermittelnde Gruppe angesehen werden. Im ganzen sind diese Gruppen noch recht zweifelhafter Stellung; man kann sie auch an *Lyginodendron* in mancher Beziehung anschließen. Es muß hier genügen, die Vertreter von *Calamopitys*<sup>1)</sup> im engeren Sinne

<sup>1)</sup> Der Name ist irreführend durch den Anklang an *Calamites*, mit denen natürlich nichts Gemeinsames da ist.

zu betrachten. Die Gruppe erscheint mit Vorliebe in kulmischen Schichten. *Calamop. Saturni* UNGER zeigt starkes Sekundärholz mit Markstrahlen, einen Markkörper und am inneren Rande des Holzkörpers (mit hofgetüpfelten Zellen) Primärbündel mit mesarchem Bau. Die Rinde hat „Sparganum“-Struktur (wie *Medullosa* usw.). Die Struktur erinnert — bis auf die Rinde — sehr an *Lyginodendron*; die Blattbündel teilen sich ebenfalls in zwei Teile, in den Blattfüßen noch weiterhin (bis sechs). Die Blattspurbündel haben kreis- bis elliptische Form. Die Blattstiele sind unter dem Namen *Kalymma* früher gesondert beschrieben worden. —



Fig. 125. *Aphlebiocarpus Schützei* STUR. Unteres Prod. Karbon (Waldenb. Schichten) Niederschlesien. *a—d* in  $\frac{1}{10}$ , *e* „Sporangium“ in  $\frac{5}{10}$ . Nach STUR.

Am Schluß der *Cycadofilices* mögen hier noch drei eigenartige Fossilien Erwähnung finden, die nur in Abdrücken bekannt sind, *Aphlebiocarpus* STUR, *Alcicornopteris* KIDSTON und *Schützia* GÖPPERT.

*Aphlebiocarpus* (Fig. 125) zeigt an den Enden verzweigter Spindeln zentral angeheftete, sternförmig-gruppierete, gelappte Spreiten, denen zahlreiche kleine Sporangien ähnliche Gebilde angeheftet sind. STUR hatte das Fossil zu den *Marattiales* gerechnet, wozu jedoch kein Grund vorliegt. Es macht den Eindruck, als ob es die Fruktifikation irgend einer sonst ganz anders geformten Pflanze darstelle, kaum eines Farn, eher von einer der *Cycadofilices* oder einer Gymnosperme. Vielleicht sind die „Sporangien“ gar keine solchen; eine Mazeration würde dies leicht aufklären. Von der Spreite eines Stückes habe ich keine Epidermis und dergl. erhalten können; Sporangien stehen mir leider nicht zu Gebote. Waldenburger Schichten Niederschlesiens.

*Alicornopteris* KIDSTON sind „geweihartige“ (alces Elch, cornu Horn) Fruktifikationen, die ebenfalls mit samen- oder sporangienähnlichen Körpern zusammenhängen, über die sich vor der Hand nichts näheres ausmachen läßt. Kulm von Schottland und Frankreich.

Das gleiche gilt von *Schützia* GÖPPERT, Achsen mit kleinen schopfartigen Infloreszenzen, die im Perm Deutschlands vorkommen (nach KIDSTON auch im Kulm von Schottland, auch bei uns im Kulm ähnliche Formen). Nach SCHUSTER enthalten sie Pollenkörner (Sitzgsber. Ak. Wien 120, 1911, S. 1125), waren also männliche Organe; die Zugehörigkeit ist aber nicht näher bekannt.

Die Anführung dieser Typen an dieser Stelle soll natürlich nicht bedeuten, daß es sich um *Cycadofilices* handelt; es sind aber bis zu gewissem Grade farnhafte Objekte, die aber wohl auch zu Gymnospermen gehören können.

## Anhang

Pflanzen mit farnartigem Laub, meistens mesozoischen Alters, deren systematische Stellung unsicher ist, die jedoch wohl allermeist zu Gymnospermen, namentlich Cycadophyten, zum Teil auch zu Coniferen gehören mögen

1. *Thinnfeldia* Ettingshausen (Fig. 126). Wedel meist einfach, selten zweimal gefiedert, dann stets mit Zwischenfiedern. Fiedern alethopteridisch, oft durch Einziehung an der Basis rhombisch. Blätter dicklederig, oft beiderseits mit Spaltöffnungen eigentümlicher Art, die von einem Kranz konzentrisch gestellter Zellen überwölbt sind. Eine Anzahl Arten vom Rhät-Lias bis zum mittleren Jura, selten höher. Ähnlich sind die als *Pachypteris* BRONGN. bezeichneten Arten, deren Unterschiede gegen die Thinnfeldien noch wenig klar sind. Früher wurden zu *Thinnfeldia* auch allgemein die gabeligen, meist odontopteridischen Formen der Gondwana-Flora (Rhät) gerechnet („*Th.*“ *odontopteroïdes* MORR. sp.), die man indes neuerdings als besondere Gattung (*Dicroïdium*)

ansieht (Fig. 127). Der obige *Thinnfeldia*-Typus ist in den Gondwanagebieten sehr selten, der als *Dicroïdium* GOTH. bezeichnete Typus fehlt außerhalb der Gondwanagebiete völlig. Nach den neuesten Mitteilungen von ANTEVS (Kungl. Sv. Vet. Ak. Handl. 51, No. 8, 1914) könnte es sich in *Thinnfeldia* um eine Konifere handeln; die Epidermen ähneln denen von *Phyllocladus* aus der Taxaceenfamilie.

2. *Dichopteris* ZIGNO. Zum Teil ziemlich große einmal-gabelige Wedel mit dicken Blättchen von etwas sphenopteridischer Form und odontopteridischer Aderung, im ganzen etwas an zweimal-fiederige

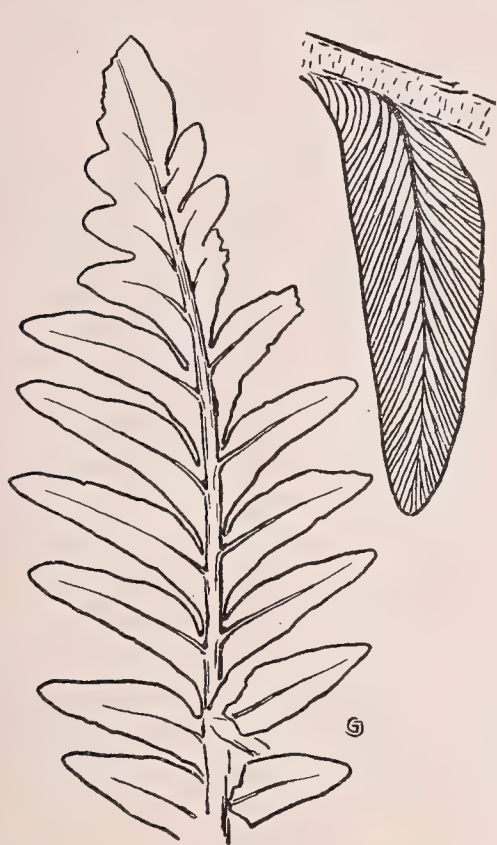


Fig. 126. *Thinnfeldia rhomboïdalis* ETTGSH. Unter. Lias Franken. Oben rechts Blättchen in etwa  $\frac{1}{4}$ .



Fig. 127. *Dicroïdium* („*Thinnfeldia*“) *odontopteroides* (MORR.) GOTH. Rhät der Gondwanaländer.

*Dicroïdium*-Arten erinnernd, aber die Fiedernform verschieden. Den Typus bildet *D. visianica* ZIGNO. Selten im Lias.

3. *Scleropteris* SAPORTA. Meist fiederig verzweigte Wedel mit kleineren, eiförmigen bis elliptischen Blättchen, ohne Zwischenfiedern, mit dicker, lederiger Lamina. Lias und Braunjura.

4. *Stenopteris* SAPORTA. Mehrfach-fiederige Wedel mit dicken Blättern von langer schmaler Form meist nur mit einer Mittelader, die vielleicht mit *Thinnfeldia* oder *Pachypteris* näher verwandt sind. Wenige Arten im Rhät und Jura, eine davon (*St. elongata* CARR. sp.) erscheint

im Rhät der Gondwana-Gebiete als häufiger Begleiter von *Dicroïdium odontopteroides* MORR. sp.

5. *Ctenopteris* BRONGN. (*Ctenozamites* NATHORST). Mehrfach-fiederige Wedel mit ganz pectopteridischen Fiedern, rein odontopteridischer Aderung und oft dicker Lamina. Zwischenfiedern stets vorhanden. Rhät-Lias bis mittlerer Jura. Die bekannteste Art ist *Ct. cycadea* BRONGN. mit weiter Verbreitung. Mit dieser Gattung nächst verwandt sind die Arten von

6. *Ptilozamites* NATH., meist nur einmal-fiederige Wedel mit dreieckigen Fiedern bildend, die an der Spitze oft gegabelt sind. Die Epidermen von *Ctenopteris*, *Ptilozamites* sind recht charakteristisch und übereinstimmend und die beiden Typen werden wohl eine natürliche Gruppe bilden (ANTEVS, Kgl. Svensk. Vet. Ak. Handl. 51, Nr. 10, 1914).

7. *Cycadopteris* ZIGNO. Eine von vielen Autoren verkannte Gattung mit meist sehr dicken Blättern mit starker Berandung. Diese zeigen eine sehr dicke Oberepidermis; die untere, ebenfalls dick, zeigt eine An-

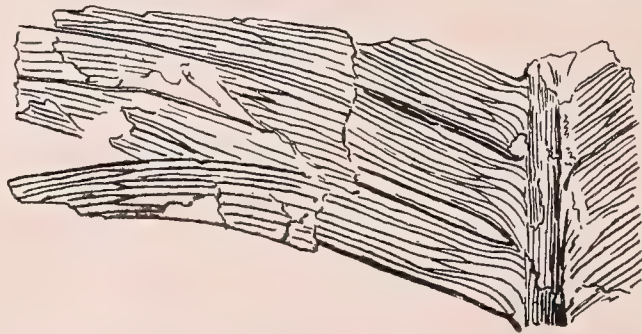


Fig. 128. *Ctenis falcata*. Mittl. Jura: England (Yorksh.). Nach SEWARD.

zahl längslaufender oder nach Art von Seitenadern verlaufender Taschen, die sehr feine und Spaltöffnungen führende Epidermisteile umschließen (*Cyc. Brauniana* ZIGNO). Manchmal ist auch die ganze Unterepidermis dünn und nur von einem dicken Rand umgeben. Die Gattung ist in ihrer Verwandtschaft besonders unklar, hat aber mit *Thinnfeldia*, wohin sie manche brachten, gar nichts zu tun (vgl. ANTEVS, Geol. Fören. Förh. 1915, 376). Dies gilt auch für

8. *Lomatopteris* SCHIMPER (Fig. 63), eine im weißen Jura verbreitete, meist zweimal-fiederige Wedel zeigende Gattung mit pectopteridischen Fiedern und Zwischenfiedern mit starker Berandung; leider kennt man die Epidermisstruktur kaum, die nach SCHENK *Thinnfeldia* ähneln soll.

9. *Ctenis* LINDL. und HUTTON (Fig. 128). Einfach-gefiederte, große Wedel mit meist parallelrandigen, seltener lang-dreieckigen Fiedern mit seitlicher Insertion ohne Mittelader; Adern aber mehr oder weniger häufig anastomosierend; Fiedern herablaufend; kleine papillöse Vorstülpungen auf der Unterseite sind fälschlich für Sporangien oder Sori gehalten worden; die Gattung dürfte zu den Cycadophyten gehören. Jura (unterer und mittlerer).



10. *Pseudoctenis* SEWARD (*Ctenopsis* BERRY) steht zu *Ctenis* im selben Verhältnis wie *Alethopteris* zu *Lonchopteris* usw., unterscheidet sich also nur durch Fehlen der Adernanastomosen. Diese sind also ein- bis mehrmal gabelig. Jura, selten noch untere Kreide (Nordamerika).

11. *Glenopteris* SELLARDS. *Thinnfeldia*-ähnliche, einfach gefiederte (öfters Fiedern gelappt), dick-blättrige eigentümliche Wedel unbekannter Verwandtschaft, die bisher nur im Perm von Kansas (Verein. Staaten) gefunden wurden.

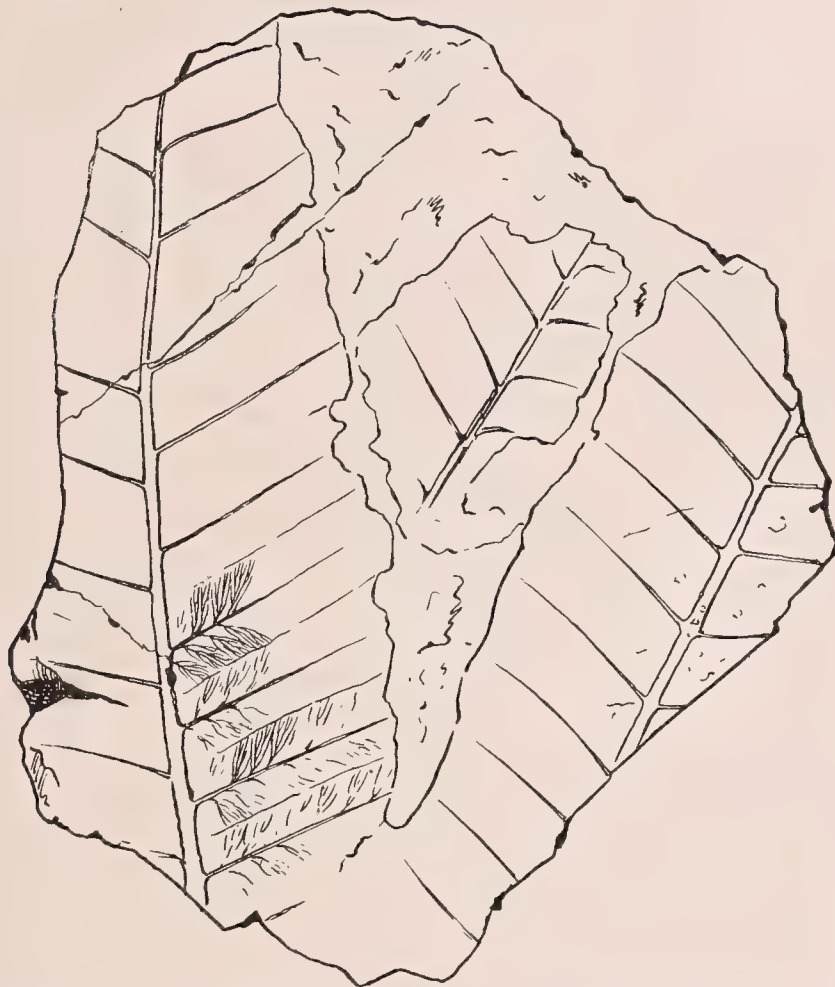


Fig. 129. *Gigantopteris americana* WHITE. Perm von Oklahoma (U. S. A.). Nach WHITE.

12. *Gigantopteris* SCHENK (Fig. 129). Große, zum Teil gegabelte, etwas gelappte Blätter mit parallelen, nicht deutlichen Seitenadern, zwischen denen sich ein eigenartiges Adernetz zum Teil anastomosierender Sekundärnerven von *Goniopteris*-Charakter befindet, die halbwegs zwischen den Hauptachsen an einer gemeinsamen Trace zusammenstoßen. Sori sind unbekannt; indes hat WHITE neuerdings Fruktifikationen dahin gezogen, samenähnliche und angeblich pollentragende Zäpfchen, die er leider nicht mazeriert hat, wodurch ihre Natur wohl klar geworden wäre. Ob ein Farn (?) oder etwa eine Samenpflanze vorliegt, bleibt zweifelhaft,

zumal die Fruktifikationen nur in Gesellschaft der Blätter gefunden sind. Die Verbreitung der Gattung ist geographisch sehr merkwürdig; ursprünglich im ostasiatischen Gebiet gefunden (China — Korea), ist sie neuerdings auch in den Südstaaten Nordamerikas in Menge gefunden worden (Texas und Oklahoma), hier in Gesellschaft einer permischen Flora, die das Alter der chinesischen Vorkommen zugleich mitbestimmt.

13. *Lepidopteris* SCHIMPER. Im Keuper, besonders aber im Rhät (*L. Ottonis* GÖPP.) stellenweise häufig auftretende Gattung mit pekopterischen, etwas lederigen Blättern, zum Teil mit Zwischenfiedern, nur zweimal-fiederige Wedel bekannt, deren Stiele mit dicken Papillen besetzt waren. Neuerdings werden dazu die als *Antholithus Zeilleri* NATH. beschriebenen männlichen Blütenstände gerechnet, die sich in Menge mit *L. Ottonis* zusammenfanden: es sind kleine, sternförmige, etwas *Calymmotheca* ähnliche, pollenerfüllte Pollensäcke (ANTEVS, Kgl. Sc. Vet. Ak. Handl. Bd. 51, 7, 1914).

---

## Articulatae

LIGNIER (C. R. Ass. franc. Av. Sci 1908, S. 538) hat nach meinem Erachten recht glücklich die *Sphenophyllales*, *Pseudoborniales*, *Equisetales* und *Calamariales* in die Gruppe *Articulatae*, Gliederpflanzen, zusammengefaßt. Obwohl ja im einzelnen recht verschieden, zeigen diese Gruppen unter den Farngewächsen durch die Gliederung des Stengels und durch die quirlständigen Blätter eine hervorstechende Eigenart, durch die sie sich leicht von allen andern Angehörigen der Pteridophyten unterscheiden. Lebend sind nur noch *Equisetales* vorhanden, alle übrigen Gruppen sind erloschen, und zwar schon mit dem Palaeozoikum.

### I. Sphenophyllales

Vollständig (schon mit dem Ende des Palaeozoikums) ausgestorbene, sehr eigenartige Pflanzengruppe. Stengel gegliedert, an den Gliederungsstellen mit Blattwirteln besetzt, die in dem Vielfachen von drei erscheinen (meist 6 oder 9) (Fig. 132, 134). Blätter keilförmig, unzerteilt bis mehr oder minder zerschlitzt, von einer Reihe von mehreren bis zahlreichen gegabelten Adern durchzogen. Blätter superponiert, d. h. die übereinanderstehenden nicht abwechselnd, wie heute bei Pflanzen mit gegenständigen oder quirlständigen Blättern die Regel, sondern gradlinig

übereinander angeordnet. Die Stengel sind verzweigt (oft monopodial), und es scheint, daß die dickeren, älteren mit Vorliebe feineres, stärker zerteiltes Laub getragen haben, während die unzertheilten Blätter an dünneren Achsen saßen oder am Gipfel; allerdings zeigen meist auch die Blüten tragenden Stengel unter diesen feine Blätter. Die Anatomie des Stengel ist wohl bekannt; die Stengel sind leicht kenntlich an dem dreieckigen, triarchen, marklosen, später mit Sekundärzuwachs versehenen Zentralbündel; die Dreiteiligkeit des Bündels (Fig. 130) ist die Ursache der Dreizähligkeit der Blattwirtel.

Über die Blüten sind wir am besten durch echt versteinert erhaltene Reste aufgeklärt worden, doch haben auch Abdrücke ein gutes Teil dazu beigetragen<sup>1)</sup>. Sie sind meist zapfenförmig, äußerlich den Kalamitenblüten ähnlich, unterscheiden sich von ihnen dadurch, daß 1. die Sporangien an besonderen Stielchen (Sporangiophoren) sitzen,

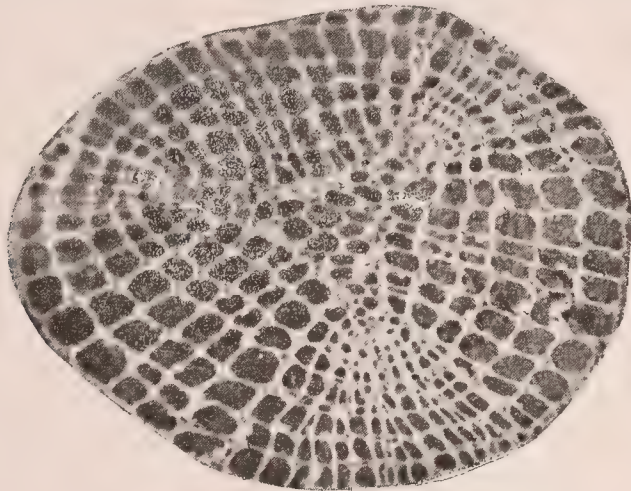


Fig. 130. Vergr. Querschliff durch das Primär- und Sekundärholz eines *Sphenophyllum*-Stengels.

2. daß nicht ein „Wechsel“ von sterilen und fertilen Blattwirteln stattfindet.

Obwohl die ganze Gruppe nach dem Äußeren der meisten Arten, nach der Anatomie des Stengels außerordentlich homogen und abgeschlossen erscheint, ist diese Homogenität auf Grund der Blütenverhältnisse keineswegs so groß, vielmehr sind die Typen recht verschieden.

1. Abdrücke von Blättern und Stengeln. Solche finden sich in Unzahl in den Schichten des Karbons, eine Art schon im Kulm (oder sogar schon im Oberdevon); im Rotliegenden ebenfalls mehrere Arten zahlreich. Die Sphenophyllen liefern zahlreiche wichtige Leitfossilien; man kann bei ihnen zwei Gruppen unterscheiden, nämlich

<sup>1)</sup> ZEILLER, Mém. Soc. géol. France, No. 11, 1893.

a) Blätter alle feingabelig zerschlitzt, b) Blätter ganz, bei manchen Arten (namentlich an den dickeren, unteren Stengelteilen und an blütentragenden Achsen) kommen daneben häufig mehr oder weniger zerteilte Blätter vor. Die Gruppe a) enthält die älteste Art und wir beginnen mit ihr.

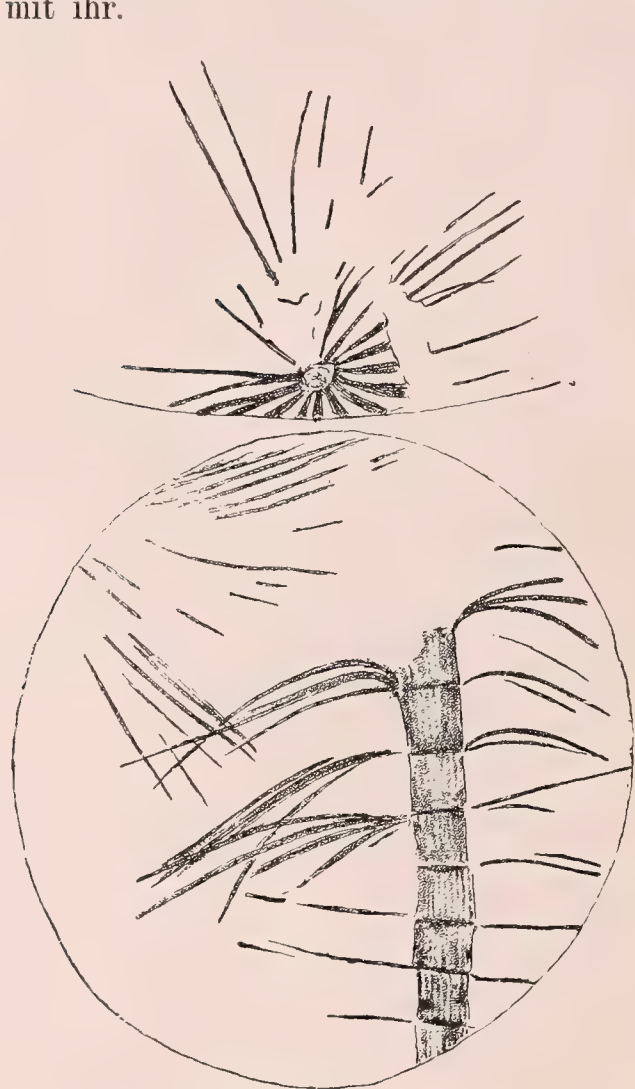


Fig. 131. *Sphenophyllum myriophyllum* CRÉP.  
Aus einer Bohrung im Saarbecken (Fettkohle).

a) Blätter alle fein zerschlitzt. Die wichtigste Art ist *Sphenophyllum tenerrimum* ETTINGSH. (Fig. 132) des unteren Produktiven Karbons, stellenweise schon im Kulm- oder gar Oberdevon (Bäreninsel) erscheinend (? ob dieselbe Art). Ihm nahe steht *Sph. trichomatosum* des mittl. Produktiven Karbons, das sich wesentlich durch die Fruktifikation davon unterscheiden soll. Im mittl. Produktiven Karbon weit verbreitet (Saarbrücken gemein in der Fettkohle), ist *Sphenoph. myriophyllum* CRÉP. (Fig. 131), zu dem vielleicht das hinten erwähnte *Sphenoph. plurifoliatum* gehört.



Fig. 132. a *Sphenophyllum cuneifolium* STERNB., 9blättrig. Wirtel. Mittl. Prod. Karbon. b *Sph. tenerimum* ETTGSH. Unt. Prod. Karb.

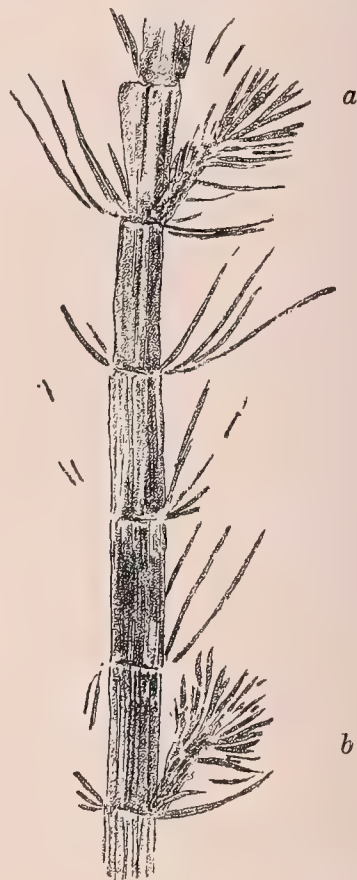


Fig. 133. Asterophyllitisches Basalstück eines *Sph. cuneifolium-saxifragaefolium*; rechts sind zwei Zweige mit „*Sph. saxifragaefolium*“ sichtbar (a).

Hier anzuschließen sind noch zwei kleine neuerdings entdeckte Arten *Sph. tenuissimum* KIDSTON und *Sph. charaeforme* JONGM., die nicht unerwähnt bleiben dürfen, weil sie von allen Sphenophyllen die einzigen zu sein scheinen, die keine zu Ähren vereinigten Blüten haben; die Sporangien stehen vielmehr in den Achseln gewöhnlicher Blattquirle; die beiden sind vielleicht besser als eigene Gattung aufzufassen (vergl. KIDSTON, Trans. Roy. Soc. Edinb. L, 1914, pt. I, p. 129; JONGMANS, Ann. k. k. naturhist. Hofmus. XXVI, 1912, p. 450).

b) Normale Blätter ganz. Diese Gruppe enthält viel mehr Arten als die vorige, u. a. auch die häufigste Art des mittl. Produktiven Karbons: *Sphenophyllum cuneifolium* STBG. (Fig. 132a). Namentlich an dickeren Stengeln findet man zunächst schwach, dann stärker zerteilte Blätter (*Sph. „saxifragaefolium“*); diese Zerteilung kann bis zur Haarfeinheit gehen, und da die Blätter an dickeren Stengelteilen oft auch größer sind, so kommt oft eine Ähnlichkeit mit Typen wie

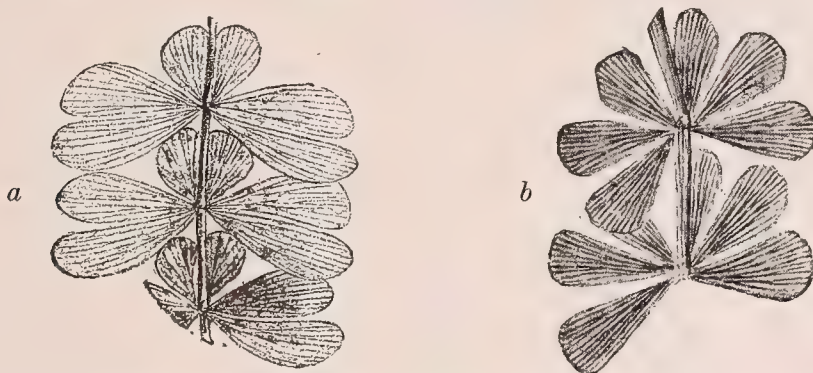


Fig. 134. a *Sphenophyllum* („*Trizygia*“) *speziosa* ROYLE sp. Untere Gondwanaschichten Ostindiens (selten Australien). b *Sph. verticillatum* SCHLOTH. sp. ob. Prod. Karbon, Wettin.

*Sph. myriophyllum* oder *Asterophyllites* zuwege (Fig. 133). Dieser Art steht nahe *Sph. emarginatum* BRONGN. des oberen Teils der genannten Stufe mit runden Zähnen, demnächst das in ähnlichen Horizonten heimische, größere *Sph. majus* BRONN.; Zähne etwa von der Form eines gotischen Bogens. In noch höheren Schichten (ober. Produktives Karbon auch noch ? Rotliegendes) finden sich *Sphenoph. verticillatum* SCHLOTH. (Fig. 134b), *angustifolium* GERM. sowie die größten Arten: *Sph. longifolium* GERM. (Fig. 135) und *Sph. Thoni* MAHR (*Marsilidium* SCHENK, s. S. 123). Daneben treten dann Formen auf, bei denen sich häufig eine sehr schöne Blattmosaik einstellt, wie *Sphenophyllum oblongifolium* GERM.; immer und am schönsten zeigt sie das einzige sichere *Sphenophyllum* des ostindischen Gondwana (Fig. 134a); die Sonderung der Blätter jedes Wirtels in drei Paare hat hier den Gattungsnamen *Trizygia* veranlaßt, der jedoch aufgegeben ist, da unser *Sph. oblongifolium* u. a. dasselbe zeigt. *Sphenophyllum speciosum* ist in der älteren Glossopteris-Flora vorhanden, die also im ganzen unserm

Permokarbon entspricht. Dazu gehörige Fruktifikationen sind aber noch unbekannt. Neuerdings ist die Art auch im australischen Gondwana gefunden worden; Spuren sonstiger Sphenophyllen in den Gondwana-Gebieten sind Ausnahmeerscheinungen oder zweifelhaft (Karoo, Südafrika: *Sphenophyllum Kidstoni* SEW.?).

2. Anatomische Verhältnisse der vegetativen Organe. Anatomisch sind die *Sphenophyllum*-Stengel außerordentlich charakteristisch durch das triarche Zentralbündel (Fig. 130); im einzelnen sind aber doch beträchtliche Differenzen vorhanden. Als primitivsten Typ



Fig. 135. *Sphenophyllum longifolium* GERM. Ober. Prod. Karbon. Wettin.

kann man eine Art aus dem Unter-Karbon Englands (Burntisland) ansehen, *Sphenophyllum insigne* WILL., im Querschnitt (bis 1 cm) den gewöhnlichen gleichend, jedoch mit je einem Kanal an den drei Ecken des Zentralbündels. Abweichend ist ferner die ausschließlich treppenförmige Verdickung des Sekundärholzes und der Besitz regulärer Markstrahlen.

Bei andern Sphenophyllen ist die Verdickung des Sekundärholzes hoftüpfelig. Was auch an der Fig. 130 auffällt, die etwa dem Typus des *Sphenophyllum plurifoliatum* WILL. aus den englischen Torfdolo-

miten entspricht, ist die Abwesenheit von Markstrahlen im sekundären Holzkörper; das Xylem hat weder Parenchym noch Markstrahlen. Bei den meisten Stämmen zeigt das Sekundärholz an Stelle der Markstrahlen vertikal in Interstitien verlaufendes Parenchym, das seitlich durch kurze radiale Zellverbindungen kommuniziert, eine sehr merkwürdige Struktur als Markstrahlersatz. Kambial- und Phloëm-Zellen sind um das Sekundärholz beobachtet worden, worauf ein peridermisches Gewebe folgt. Das schon genannte *Sphenoph. plurifoliatum* zeigt in der Dicke der Stämmchen und den zahlreichen schmalen (18) Blättern Anklänge an das in Abdrücken bekannte *Sphenophyllum myriophyllum* CRÉPIN.

Die Blattspuren teilen sich oft schon in der Rinde und nehmen ihren Ausgang von den Ecken des triarchen Primärxylems; hier lassen sich auch spiralverdickte Primärhydroiden erkennen. Bei einigen Sphenophyllen finden sich nach RENAULT übrigens durch Ausbuchtung der Initialstellen der Blattbündel sechs Ursprungstellen der Blattbündel (RENAULT, Cours de Bot. foss. 1882, t. XV, 3).

3. Blüten (vergl. besonders ZEILLER, Mém. Soc. géol. France 11, 1893; die Zusammenstellungen in SCOTT, Studies 2. Aufl. p. 99 ff.; JONGMANS, Anleitung p. 367 ff.). Bis auf die oben genannten beiden Arten sind die Blüten zu Ähren vereinigt. Die Sporangien sind meist gestielt, seltener sitzend, und befinden sich zu 1 oder mehreren (3) auf der Oberseite der Brakteen, die in superponierter Stellung die Ähren zusammensetzen. Man kann mehrere Typen unterscheiden, die z. T. so verschieden sind, daß man bei Unkenntnis der vegetativen Organe verschiedene Gattungen unterscheiden würde (was übrigens LOTSY, Bot. Stammesgeschichte, II, p. 525, 1909 auch tut).

*Sphenophyllum cuneifolium* STERNBERG (Fig. 136 a), dessen Blüten anscheinend auch durch das echt versteinert bekannte *Sphenoph. Dawsoni* WILLIAMSON aus den Torfdolomiten dargestellt werden, zeigt auf jeder Braktee drei Sporangienträger mit je einem Sporangium an der Spitze (hierher dürfte auch *Bowmanites germanicus* WEISS gehören); ähnlich ist *Sphenophyllum emarginatum*.

Nach demselben Plan ist *Sphenoph. („Bowmanites“) Roemeri* SOLMS konstruiert, ebenfalls mit zwei oder drei Sporangiphoren, die jedoch am Gipfel schildförmig verbreitert sind und je zwei hängende Sporangien tragen.

Einem ganz andern Typus gehört das nur als echte Versteinerung bekannte *Sphenophyllum fertile* SCOTT (Fig. 136 b) an; bei ihm sind ebenfalls schildförmige Sporangiphoren mit zwei Sporangien vorhanden, jedoch ist der sonst sterile Teil des Sporophylls, die Braktee, ebenfalls fertil und so der Dorsal- und Ventralteil des Sporophylls gleich gebaut; außerdem ist der obere und untere Teil des Sporophylls palmat in

mehrere Sporangiphoren geteilt, die ganze Blüte also recht kompliziert. Die Achse ist hier ganz wie *Sphenophyllum* sonst gebaut.

Einen weiteren Typ stellt *Sphenophyllum majus* BRONN dar, von dem KIDSTON fruktifizierende Blätter bekanntgemacht hat (Fig. 136 c). Die Brakteen sind mehrmals gegabelt und vor der ersten Gabelung sitzen vier sternförmig gruppierte Sporangien ohne Sporangiphor. Die Ausnahme, die diese ungestielten Sporangien darbieten, steht nicht allein da, denn *Sphenophyllum trichomatosum* STUR zeigt nach KIDSTON auf jeder Braktee nur ein wohl sitzendes Sporangium; das äußerlich nahe verwandte *Sph. tenerrimum* der tieferen Karbonschichten hat ebenfalls anscheinend ungestielte Sporangien, die jedoch in den Blattwinkeln sitzen.

Zu diesen Blütentypen würde dann noch der bereits vorn erwähnte von *Sphenoph. tenuissimum* und *charaeforme* kommen, wo gestielte Sporangien zu mehreren in den Blattachseln saßen.

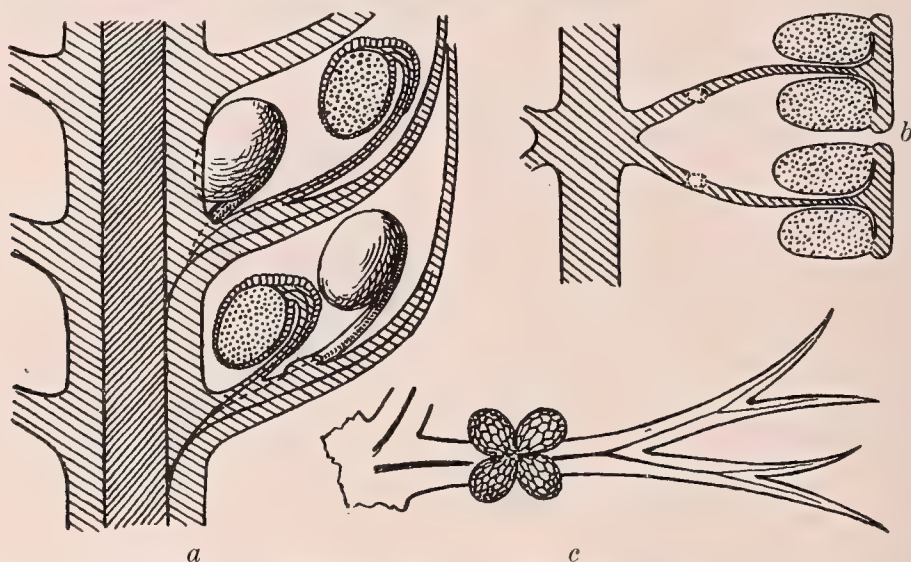


Fig. 136. Typen vom *Sphenophyllum*-Blüten. a *Sph. cuneifolium* STBG., b *Sph. fertile* SCOTT, c *Sph. majus* BR. Nach ZEILLER, SCOTT, KIDSTON.

Im allgemeinen erscheinen die Sphenophyllen als homospor, doch ist es neuerdings gelungen, bei *Sphenoph. verticillatum* Heterosporie nachzuweisen (ZOBEL, Abbild. Beschr. foss. Pflanzenreste VII, 1910, Nr. 138); die Zapfen mit Mikrosporangien sind endständig, mit zahlreichen Sporangien im Wirtel, die Makrosporangien größer und in geringer Anzahl vorhanden (Fig. 137). Die Mikrosporen sind bei diesem skulpturlos, bei andern zeigen sie zähnelige Leisten, bei noch andern kleine haarartige Papillen. Bereits früher hatte man gelegentlich bei andern *Sph.*-Blüten Größenunterschiede der Sporen bemerkt, die als ein erster Schritt zur Heterosporie gedeutet worden waren; die größeren und kleineren Sporen standen im Größenverhältnis von etwa 3 : 4.

Nomenklatorisch besteht für die Sphenophyllenarten die Schwierigkeit, daß man sich im Gegensatz zu dem bei anderen Gruppen geübten



Verfahren, die Einzelteile der Pflanzen (*Lepidostrobis*, *Lepidophyllum* usw.) gesondert zu bezeichnen, bei *Sphenophyllum* nicht hat entschließen können; doch wäre dies für die Blütenreste, namentlich soweit deren Zugehörigkeit nicht näher bekannt ist, recht zweckmäßig. SEWARD schlug dafür *Sphenophyllostachys* vor (Foss. plants I, 1898, p. 402).

Über die Ökologie der so isolierten Sphenophyllengruppe besteht bei den Forschern ebensowenig Einigkeit wie über ihre Verwandtschaftsverhältnisse. POTONIÉ hält die Sphenophyllen für Wasserpflanzen, aus mehreren Gründen. Speziell die nach dem *Trizygia*-Typus gebauten Arten, aber auch andere machen den Eindruck langhinflottierender Sprosse mit Schwimmblättern. Wie bei lebenden Wasserpflanzen die untergetauchten Blätter oft feinzerteilt sind im Gegensatz zu den ganzen Schwimmblättern, so weisen auch die Sphenophyllen analog dimorphe Blätter auf, ja einige erscheinen sogar in Form reiner „Wasserblätter“ wie *Sphenophyllum myriophyllum*, *tenerrimum* u. a. Ferner würde das zentrale Bündel für eine Beanspruchung auf Zug deuten, also nicht auf aufrecht stehende Luftgewächse. Schließlich mag für POTONIÉ auch noch die von ihm vertretene Ansicht der engeren Verwandtschaft mit *Hydropterides* mitgespielt haben.

Demgegenüber wird von KIDSTON, SEWARD u. a. geltend gemacht, daß fein zerteilte Blätter auch an den blütentragenden Achsen vorkommen, ferner, daß die weitlumigen verholzten Elemente des Xylems mehr dem Charakter etwa von hängenden kleinen Lianen entsprechen. Obwohl dies die POTONIÉSche Annahme wohl nicht ohne weiteres widerlegen kann, da die Stiele bis zu den Blüten ja gerade untergetaucht gewesen sein können, ist das ganze Problem doch sehr schwierig. Im ganzen scheint aber doch POTONIÉS Annahme auch manches für sich zu haben. Für seine Annahme spricht auch die Zentralität der Stengel leitbündel, was nicht auf aufrecht stehende Pflanzen weist, und ferner, daß sich z. B. in der mit einem im Wasser gebildeten Faulschlamm zu vergleichenden Nyřaner Plattelkohle (Pilsen) die recht zarten zahlreichen autochthonen Sphenophyllenblätter viel besser erhalten zeigen als die meisten andern Pflanzen, die offenbar längeren Transport hinter sich haben.

Betreffs der Phylogenie der Sphenophylleen stehen sich mehrere Ansichten gegenüber. ZEILLER (Mém. Soc. géol. France No. 11, 1893, p. 36) verglich sie auf Grund ihrer Fruktifikationen mit *Marsilia*, bei

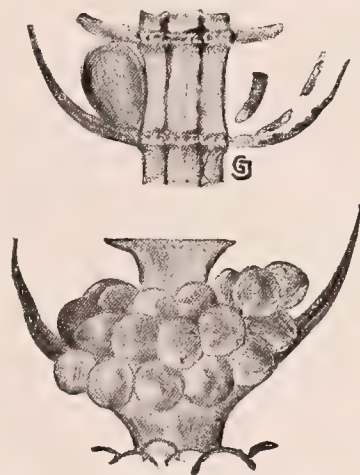


Fig. 137. Sporangien von *Sphen. verticillatum* SCHLOTH. sp. *a* Makrosporangium, *b* Mikrosporangien. Ob. Pr. Karb. Nach ZOBEL.

der das Sporokarp auf dem Blattteil, der Blattfläche mehr oder weniger genähert, aufsitzt; andererseits mit Ophioglossaceen, bei denen ja Blatt und Sporangienträger ähnlich zueinander stehen. In der Tat ist besonders die Analogie des Sphenophyllen-Sporophylls mit *Marsilia* beachtenswert. POTONIÉ dagegen erblickt in den Salviniaceen die Nachkommen der Sphenophyllen, ebenso wie bereits früher RENAULT; POTONIÉ begründet dies näher (vergl. Natürl. Pflanzenfam. 4, I, p. 518; Lehrbuch, S. 180 ff.).

Besonders bei englischen Autoren hat nach dem Vorgange von SCOTT (Studies, 2. Aufl., S. 628), dem sich besonders BOWER anschloß (Origin of a land-flora, 1908, p. 423ff.), die Ansicht Anklang gefunden, daß die *Sphenophyllales* mit den *Psilotales* nächst verwandt seien, insbesondere mit *Tmesipteris*. Als Grund wird die gelegentliche Gestieltheit des Sporangiums bei *Tmesipteris* angegeben, bei der auch gegabelte Sporophylle anormalerweise vorkommen, die mit demjenigen von *Sphenophyllum majus* verglichen werden. Wie bei *Sphenophyllum* tritt auch ein Leitbündel in den Sporangiphorstiel ein. Andere Gründe werden in der Anatomie von *Psilotum* gefunden, das ein zentrales, wie bei *Sphenophyllum* exarches, sternförmiges Leitbündel besitzt, das auch mit dem von *Cheirostrobos* verglichen wird (s. diesen). SCOTT vereinigt a. a. O. die *Sphenophyllales* und *Psilotales* samt den *Equisetales* in eine große Gruppe *Sphenopsida*, und BOWER geht sogar so weit, die *Psilotaceae* und *Sphenophyllaceae* gemeinsam unter *Sphenophyllales* zu vereinigen. Indes scheinen doch diese ganzen Versuche an allzu einseitiger Betrachtung der Fruktifikationsorgane zu kranken, und man kann einer unvoreingenommenen Darstellung, wie sie SEWARD (Fossil plants V, p. 12ff.) oder LOTSY (Bot. Stammesgeschichte V, S. 511) geben, nur beipflichten. Am nächsten stehen den Sphenophyllen immer noch die *Equisetales*, die von LIGNIER mit den *Sphenoph.* als *Articulatae* vereinigt werden, und diese so ganz andere Organisation der gegliederten Pteridophyten gegenüber den Psilotaceen kann kein Spintisieren über morphologische Möglichkeiten bei den Fruktifikationsorganen hinweg philosophieren. Auch die Verwandtschaft von Sphenophyllen mit *Cheirostrobos* ist keineswegs so erwiesen, wie manche annehmen, und wir werden davon gleich näher sprechen.

## 2. Cheirostroboles

Diese Gewächsgruppe ist bisher durch ein einziges Genus mit einer Art vertreten, die sich auf strukturbietende Zapfen aus dem berühmten kulmischen Pflanzenkalk von Pettycur (Schottland) gründet. Die Kenntnisse über die Struktur dieses ganz eigenartigen Zapfens ver-

danken wir SCOTT (Philos. Transact. Roy. Soc. London, B, 189, 1897, p. 1 ff.; ferner siehe die Darstellungen bei SCOTT, Studies; SEWARD, Foss. plants II; ZEILLER, Éléments usw.). Abb. 138 zeigt das von SCOTT gegebene Diagramm des Zapfens, oben quer, unten radial durchschnitten.

Die Achse enthält ein exarches Zentralbündel mit zentripetalem Primärholz, das ganz im Zentrum in ein „mixed pith“, ein Hydrom mit Parenchym untermischt, übergeht. Das Xylem ist sternförmig, polyarch, und ist in dem Zapfenstiel umgeben von schwachem Sekundärholz. Die Rinde bietet nichts besonderes, enthält z. B. Sekretzellen. Dicht über-

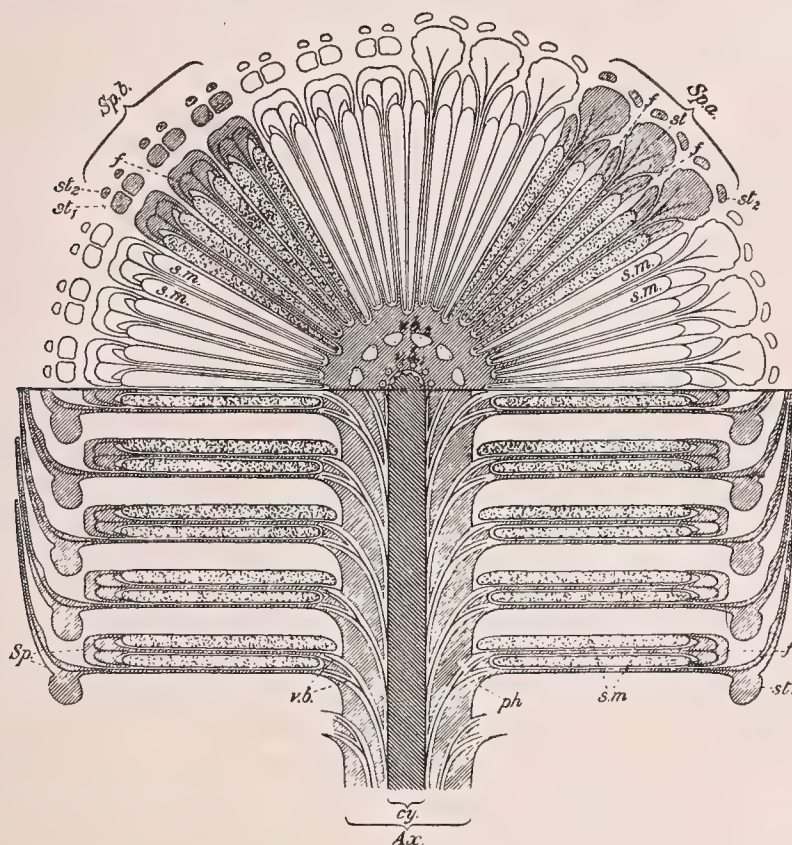


Fig. 138. *Cheirostrobos pettycurensis* SCOTT, schematisch. Oben: halber Querschnitt, unten Radialschnitt. Querschnitt: Es sind 6 Sporophylle, jedes mit 3 Segmenten sichtbar. *Sp.a* sterile (untere), *Sp.b* fertile (obere) Sporophyllteile; *st* Spreite des sterilen Sporophyllteiles, *st<sub>1</sub>* „knotige Anschwellungen“ von *st*, *st<sub>2</sub>* Gipfelteil von *st*; *f* schildförmige Sporangioophoren; *sm* Sporangien; *vb<sub>1,2</sub>* Leitbündel von zwei Sporophyllquirlen in der Zentralachse. — Radialschnitt: *Ax* Zapfenachse mit Zentralstele (*cy*); *ph* Sporophyllbasis, sonst wie oben. Die Sporophylle sind im Radialschnitt der Übersichtlichkeit wegen auseinandergerückt, in der Natur sitzen sie dicht übereinander. Vergr. etwa 2 ×.

Nach SCOTT.

einander stehende Quirle (die in der Figur entfernter dargestellt sind der Übersichtlichkeit halber) von meist 12 an der Basis verwachsenen Sporophyllen komplizierten Baues umgeben die Achse (Fig. 138). Zunächst tritt ein Bündel in das Sporophyll über, das sich bald in ein oberes und unteres teilt, der Teilung in einen oberen und unteren Teil

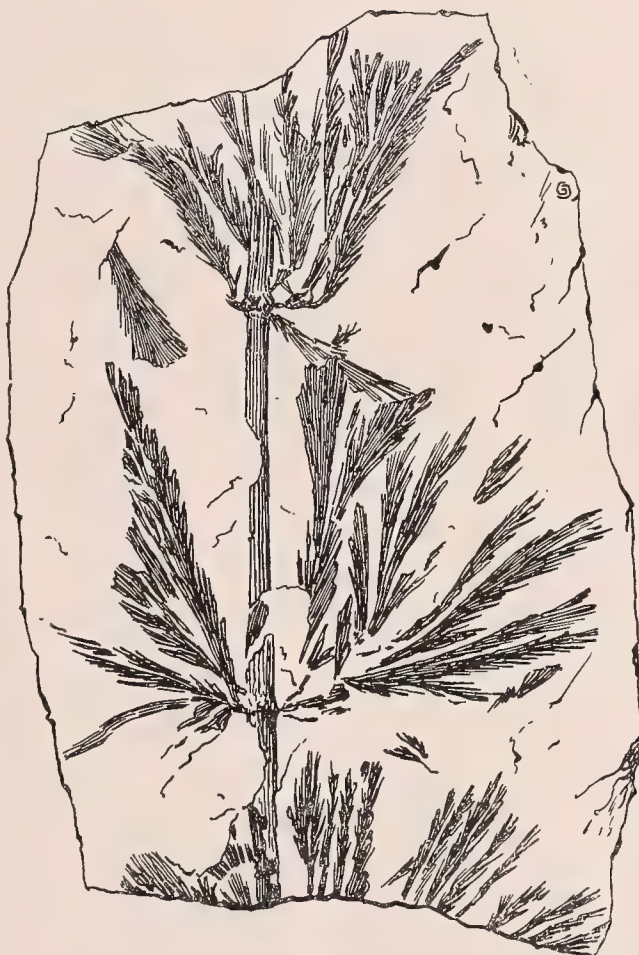
des Sporophylls entsprechend. Jeder der beiden übereinander liegenden Teile spaltet sich in drei Lappen und demgemäß auch das Bündel in drei Teile. Der obere Teil des so zwei  $\times$  drei spaltigen Sporophylls ist fertil und vorn schildartig verbreitert, und trägt an jedem Segment zwei lange, sich fast zur Sporophyllbasis erstreckende Sporophylle, der untere ist steril und verlängert sich in einen spreitigen aufwärts gerichteten Teil, unterhalb dessen knotige Anschwellungen herabhängen. Die Sporen sind nur in einer Form vorhanden (homospor), und die Sporangienwand ähnelt in der Struktur der von *Calamostachys* oder *Sphenophyllostachys*.

Die Verwandtschaftsverhältnisse dieses eigenartigen, leider in den vegetativen Organen sonst unbekanntem Fossils sind eingehend diskutiert worden. Das zweiteilige Sporophyll mit dem unteren sterilen, oberen fertilen Teil, der Besitz eines Sporangiphors erinnert an Sphenophyllaceen, bei denen ja auch wie bei Calamarien schildförmige Sporangiphore (*Sphenoph. Römeri* SOLMS sp.) mit gleicher Insertionsmanier der Sporangien vorkommen; auch die dreilappigen Blätter und die Zwölfzahl der Sporophylle können dahinweisend gedeutet werden. Für denjenigen, der die *Psilotales* so nahe an die Sphenophyllen bringt, wie dies manche Engländer tun, kann auch die sternförmige Form der Stele als gleichbedeutend angesehen werden. Indes bietet *Cheirostrobis* doch einen so eigenen Typus, daß man ihn besser bis auf weiteres den *Sphenophyllales* gleichberechtigt gegenüberstellt. Die Stele bietet außer der polyarchen Form noch insofern etwas von *Sphenophyllum* ganz abweichendes, als das Zentrum mit einer Art „gemischtem Mark“, d. h. tracheidenführendem Parenchym versehen ist, was bei *Sphenophyllum* nie der Fall ist. Ferner ist noch gar nicht gesagt, daß die vegetativen Organe zu *Cheirostrobis* auch artikulat sein und quirlständige Blätter haben müssen, da wir bei *Sigillaria* beides bis zu gewissem Grade kombiniert haben: quirlständige Sporophylle, spiralförmige Blätter. Auch aus der Superposition der fertilen Blätter bei *Cheirostrobis* darf man nicht auf das gleiche bei den sonstigen Blättern, Zweigen der Pflanzen schließen. Insbesondere bei dem völligen Mangel unserer Kenntnis der vegetativen Teile der Pflanze können wir sie nicht zu den *Sphenophyllales* als Unterabteilung stellen. Die von SCOTT ausgesprochene Ansicht, daß etwa *Pseudobornia*, die wir gleich behandeln werden, dazu gehören könne, ist willkürlich und unwahrscheinlich, da diese im Oberdevon (der Bäreninsel) vorkommt und noch niemals ähnliches im Kulm Schottlands oder sonstwo gefunden ist. Die Unterschiede in der oberdevonischen und kulmischen Flora sind denn doch zu groß, um solche Kombinationen zu unterstützen. Direkt gegen die vermuteten Beziehungen spricht aber, was wir von der Blüte von *Pseudobornia* wissen, die mit *Cheirostrobis* absolut keine Ähnlichkeit hat.

### 3. Pseudoborniales

Stämme und Stengel glatt (nicht gerippt), gegliedert, zum Teil ziemlich dick. Blätter in Quirlen an den dünneren Stengeln, groß, stark dichotom zerschlitzt wie Fig. 139 zeigt, zu mehreren (3—4) zusammenstehend: Blüten auch, aber der Organisation nach nicht näher bekannt. Es waren lange Ähren, anscheinend mit lauter Sporophyllen an kurzen Internodien besetzt. Nur eine Gattung und Art im Oberdevon der Bäreninsel.

Durch die Gestalt, die Zugehörigkeit zu den „Artikulaten“ zeigen die Pseudobornien entschieden Verwandtschaft zu den *Calamariales* und *Sphenophyllales*; gewöhnlich schließt man sie wegen des Fehlens gerippter Marksteinkerne und der zerteilten Blätter letzteren an; zerschlitzte Blätter kommen ja aber auch bei den *Protocalamariaceen* vor, und HEER hatte die Stengel zuerst für *Asterocalamiten* („*Bornia*“) gehalten. Man weiß leider von der Organisation der Blüten zu wenig, um in eine Diskussion von dieser Seite her eintreten zu können. Daß die von SCOTT vermuteten Beziehungen zu



*Cheirostrobis* der Begründung entbehren, war schon oben gesagt worden. Man faßt die Pflanzen bis auf weiteres mit NATHORST als eigene Reihe auf.

Eigentümlich ist, daß bei der sonst weiten und homogenen Verbreitung anderer Oberdevontypen *Pseudobornia* bisher nur auf der Bäreninsel gefunden ist. An den Stengeln findet man oft (vielleicht epiphytische) zarte Pflänzchen problematischer Natur (*Codonophyton*).

Fig. 139. *Pseudobornia ursina* NATH. Beblätterter Sproß. Oberdevon der Bäreninsel. Nach NATHORST.

#### 4. Equisetales, Schachtelhalmgewächse

Diese größte Gruppe der *Articulatae* ist in der lebenden Flora nur durch eine einzige Familie mit einer Gattung von außerordentlicher Homogenität vertreten: *Equisetum*. Sie bieten für die Paläontologie

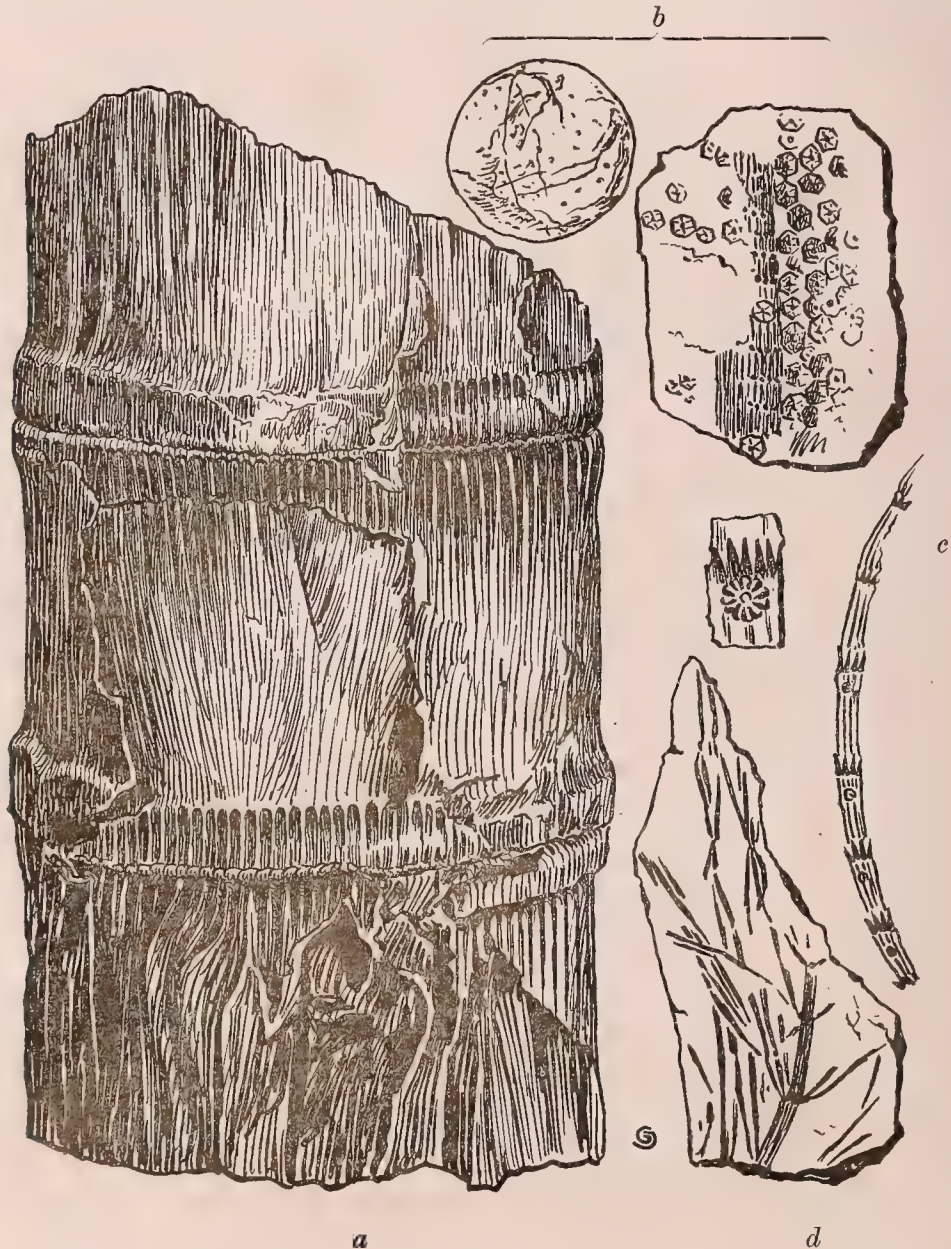


Fig. 140. Mesozoische Equisetaceen. *a* *Equisetites arenaceus* JAEG. sp. Keuper, Würzburg. *b* *Equisetites suecicus* NATH. sp., Blüte, links daneben Spore. *c* *Equisetites gracilis* NATH. sp. *d* *Neocalamites hoerensis* (SCHIMP.) HALLE. *b*—*d* Rhät, Schonen. Nach SCHÖNLEIN-SCHENK (*a*) u. HALLE.

ebenso großes Interesse als die *Lycopodiales*; bei beiden Gruppen sind zahlreiche ausgestorbene Familien und Gruppen bekannt, neben denen die heutigen meist kleinen, krautartigen Nachfahren als traurige Reste erscheinen. Die Stämme haben ein bald verschwindendes zentrales

Mark, sind gegliedert und tragen an den Knoten quirlig stehende, freie oder scheidig verwachsene, meist einfache, einadrigte Blätter, selten sind diese gegabelt. Blattquirle meist alternierend, selten superponiert. Homospor oder (bei den fossilen zum Teil) heterospor. Die Blüten sind endständig am Stamm oder an Seitenästen und bestehen entweder ganz aus Sporophyllen von Schildform mit mehreren Sporangien oder es wechseln sterile und fertile Wirtel untereinander ab (letzteres bei fossilen Formen).

### Equisetaceae

Stämme ohne sekundäres Dickenwachstum, Zapfen nur aus Sporophyllen bestehend, homospor. Fossile Equisetaceen sind zahlreich bekannt, und sie stimmen in den äußeren Charakteren zum Teil so sehr mit den lebenden Arten überein, daß man sie vielfach als zu der lebenden Gattung *Equisetum* selbst gehörig angesehen hat. Es dürfte das auch in manchen Fällen richtig sein, und speziell für die allerdings nicht zahlreichen tertiären Reste wird man wohl kaum eine andere Annahme machen können, indes sind wir doch speziell bei den großen mesozoischen Formen über eine Anzahl von Spezialfragen zu wenig unterrichtet, um eine vollkommene Identität mit dem lebenden Genus behaupten zu können. Einmal liegt dies an dem Mangel anatomisch untersuchbarer Reste im Mesozoikum, andererseits sind gewisse Einzelheiten von den lebenden Formen abweichend. Wie HALLE (Kgl. Svensk. Vet. Ak. Handl. 43, 1, 1908, S. 33) bemerkt, sind z. B. noch keine Elateren — jene hygroskopischen Spiralbänder der Sporen, die die Schleuderbewegungen der Sporen verursachen — bei den fossilen Equisetaceen-Sporen nachgewiesen worden, und weiterhin zeigen die Sporen zum Teil die bekannten Eindrücke der Tetradenstellung der Sporen, die sonst bei Pteridophyten so gemein sind, den lebenden Equiseten aber gerade fehlen. Die große Dicke vieler mesozoischer Formen läßt es schließlich möglich erscheinen, daß ein sekundäres Dickenwachstum nicht ganz fehlte. Es ist darum besser, insbesondere die älteren Formen mit *Equisetites* statt mit *Equisetum* zu bezeichnen.

*Equisetites* STERNBERG. Formen, die wegen ihrer scheidigen Blätter hierher gerechnet werden müssen, treten schon im Paläozoikum, wenn auch nur selten auf; sehr selten sind die Formen im unteren produktiven Karbon (*Equisetites mirabilis* STERNBERG aus dem Liegendzug Niederschlesiens), und mittleren prod. Karbon, etwas zahlreicher im Permokarbon. Am bemerkenswertesten sind die als *Equisetites Hemingwayi* KIDSTON aus dem englischen Karbon (Yorkshire) beschriebenen Reste, bei denen sich auch Blütenzapfen gefunden haben, die äußerlich vollständig den lebenden *Equisetum*-Zapfen gleichen (Abb. vergl. in JONGMANS Anleitg., 1911, S. 30). Sie unterscheiden sich

jedoch von den lebenden Formen dadurch, daß sie nicht endständig, sondern seitwärts an den Stengelknoten angeheftet sind; merkwürdigerweise trägt dieser Stengel *Asterophyllites*-Blätter; diese sind also nicht scheidig verwachsen, wie bei den anderen Equisetiten, und die Blüte gibt hier für die Unterbringung den Ausschlag.

Sehr zahlreich sind die *Equisetites*-Reste aus dem Mesozoikum; sie treten zum Teil in Massenvegetation namentlich im Sandstein auf und zwar vielfach autochthon, und es ist deshalb wahrscheinlich, daß die Equisetaceen schon damals kieselholde Pflanzen waren, wenigstens in der überwiegenden Menge; dies dürfte auch für die Kalamiten anzunehmen sein. Es sind sowohl beblätterte Stämme, Blüten als auch Steinkerne bekannt, die nach Art der Calamitensteinkerne gebildet sind (s. S. 168). Neuerdings kennt man auch Sporen, und auch Epidermen der Stengel sind untersucht worden (HALLE, a. a. O. 1908; CÔMPTE, Zeitschr. f. Naturwissensch. 1912, S. 91 ff.). Horizontal verlaufende Rhizome sind ebenfalls bekannt, und sehr schöne autochthone Exemplare mit ansitzenden Stämmen hat HALLE bekannt gemacht (Geolog. Magazine 1913, S. 3 ff.); auch die charakteristischen Rhizomknollen der lebenden Equiseten sind fossil zahlreich gefunden, von erbsengroßen Formen wie bei *Equisetites Burckhardti* des Weald bis zu kartoffelgroßen bei den großen Formen (vergl. z. B. SCHIMPER, Traité, t. XI, 4). Daß bei den Sporen der fossilen Equisetaceen noch keine Elateren nachgewiesen werden konnten und diese auch sonst einige Abweichungen zeigen, wurde schon vorn gesagt; die Elateren können allerdings zerstört worden sein.

Die wichtigsten fossilen Formen im Mesozoikum sind die folgenden. Im Buntsandstein beginnend und im Keuper (nicht mehr im Rhät) besonders häufig ist zu nennen *Equ. arenaceus* BRONN, wohl eine Sammelart (Fig. 140a). Es sind zum Teil sehr dicke (bis über armdick), deutliche (bis 100) Scheidenblätter tragende Formen, von denen auch Marksteinkerne mit meist recht feinen Riefen, Rhizomknollen und anscheinend auch Blüten bekannt sind; Diaphragmen finden sich nicht selten und erscheinen bei kleineren Zweigen oder Arten oft quergelegt und deshalb innerhalb der Stengel nahe den Nodiallinien deutlich hervortretend (wie Fig. 140c). Die Höhe der Stengel schätzt man auf etwa 10 m, und bei dieser Größe haben auch die Marksteinkerne eine bedeutende Größe, so daß sie zuerst für Kalamiten gehalten wurden („*Calamites*“ *arenaceus* JÄGER). Daneben kommen Formen mit weniger zahlreichen Scheidenblättern vor, wie *Equisetites Mougeoti* SCHIMP. im Buntsandstein, *Equ. platyodon* im Keuper, *Equisetites columnaris* BRONGN. im Jura, vegetativ sich alle recht ähnlich. Es sind jedoch auch kleinere krautige Formen bekannt, wie z. B. *Equisetites gracilis* NATH. (Rhät-Lias, Fig. 140c), *Equ. Münsteri* STERNBERG (desgl.) und *Equ. Burckhardti* DUNKER



(Wealden) u. a. m. Die kleineren Rhizomknollen z. B. der letztgenannten sind öfter für Früchte (Cycadeensamen) gehalten worden. Isolierte Blütenfunde sind früher ebenfalls öfter mißdeutet worden, so für Pandanaceenfrüchte gehalten worden („*Kaidacarpum*“ *suecicum* NATHORST); ihre Natur steht jetzt fest, und man hat auch Sporen darin nachgewiesen. Solche isolierte Blüten bezeichnet man zweckmäßig nach Analogie von *Calamostachys*, *Sphenophyllostachys* u. dergl. als *Equisetostachys* (Fig. 140b).

Im Tertiär sind eine Reihe von Equisetenfunden bekannt, die sich in ihren Dimensionen an die heutigen anschließen; sie dürften wohl der heutigen Gattung *Equisetum* mit größerer Wahrscheinlichkeit zuzurechnen

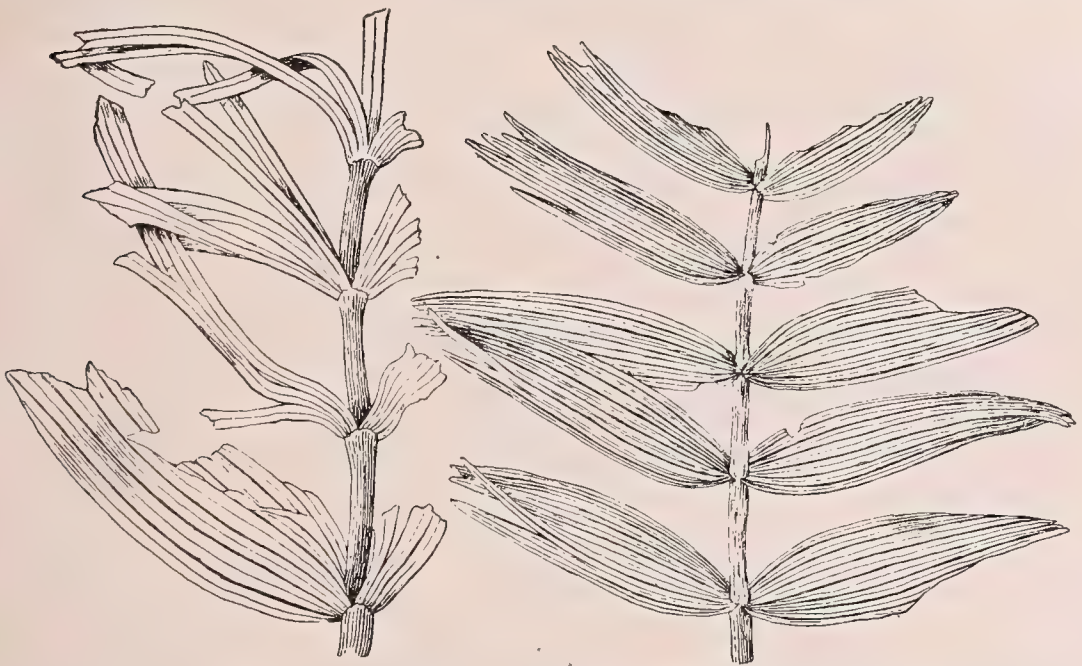


Fig. 141. *Schizoneura gondwanensis* O. FEISTM. Gondwana-Schichten Ostindiens.  
Nach O. FEISTMANTEL.

sein als die mesozoischen. Auf einzelne Arten einzugehen, erübrigt sich hier. Anatomisch erhaltene Reste kommen im Tertiär auch vor, die sich praktisch in nichts von lebenden Arten unterscheiden (FRITEL, Mém. Soc. géol. France, XVI, 4, 1910, p. 21).

Andere Equisetales, die nicht zu den *Calamariales* gehören.

*Schizoneura* SCHIMPER. Sprosse mit sehr langen, gezähnten Scheiden, die bis zur Basis einreißen und dann zwei gegenständige oder bei mehr als 2 Teilen quirlständige Lappen bilden. *Schizoneura* würde hinsichtlich des geschilderten Verhaltens der Scheiden eine Art Mittelstellung einnehmen zwischen den *Calamariales*, bei denen sich die Stammbblätter alle ganz trennen, und der Gattung *Equisetum*. Die Stämme waren verzweigt, und man kennt von ihnen auch schmalrippige Marksteinkerne. Über

die Blüten ist sicheres nicht bekannt; einzig bemerkenswert ist das von ETHERIDGE (Rec. Geol. Survey New-South-Wales VII, pt. 3, 1903) aufgefundene Stück, das eine anscheinend gabelige (?) Blüte zwischen zwei Blättern zeigt; die Struktur dieser Blüte ist aber nicht weiter bekannt.

Von häufigeren Arten sind nur zwei zu nennen, *Schizoneura gondwanensis* FEISTMANTEL (Fig. 141) und *Sch. paradoxa* SCHIMP., die sich beide sehr ähnlich sehen; erstere hat angeblich immer zahlreichere Blätter in der Scheide. *Schizoneura gondwanensis* tritt, wie der Name sagt, in den Gondwanagebieten auf in permotriassischen Schichten (Damuda- und Panchet-Stufe Ostindiens). Unsere *Sch. paradoxa* (Buntsdst.), übrigens der anderen genannten Art nahe verwandt, kann wohl als ein später bei uns zugewandertes Gondwana-Element aufgefaßt werden. Andere *Sch.*-Arten sind selten und weniger wichtig. Gewisse früher zu *Schizoneura* gerechnete Typen des Keupers, Rhät usw. werden jetzt mit der Gattung

*Neocalamites* (HALLE, a. a. O. 1908) vereinigt. Neben den mit geschlossenen Scheidenblättern versehenen Equisetiten treten im Mesozoikum, speziell im Keuper bis zum Rhät-Lias, eine Anzahl Formen auf, deren Blätter regelmäßig nach Art der palaeozoischen Typen (*Asterophyllites*) frei erscheinen (Fig. 140d). Besonders zu erwähnen sind hier Formen wie *N. Meriani* BRONGN. sp. des unteren Keuper, ferner *N. hoerensis* SCHIMP. sp. und der gleichalterige (Rhät-Lias) *N. Carrerei* ZEILLER sp. Die beiden letztgenannten sind von *Schizoneura* so verschieden, daß gar kein Zweifel über die Berechtigung der Abtrennung bestehen kann; nur „*Sch.*“ *Meriani* zeigt öfter eine gewisse Ähnlichkeit mit den ganz aufgelösten Scheiden einer echten *Schizoneura*, jedoch treten 2-teilige Scheiden wie Fig. 140b auch hier niemals auf, weswegen man HALLE auch hier beipflichten kann.

*Phyllothea* BRONGNIART. Pflanzen von gewöhnlichem Equisetaceen-aufbau; Blätter aber unterwärts scheidig verbunden, im oberen Teile frei. Marksteinkerne bekannt, wie bei *Schizoneura* mit meist nicht alternierenden Rippen(?). Durch Reduktion des unteren scheidigen Teils der Blätter werden diese bei einigen Formen recht *Asterophyllites* oder *Annularia* ähnlich. Bei der geringen Kenntnis der Blütenverhältnisse läßt sich über die Homogenität des Genus nicht viel aussagen; es ist eher ein Sammelgenus.

Die *Phyllothea*-Arten sind vor allem kennzeichnend für die permokarbonische Stufe der Gondwana-Länder, wo einige Arten sehr weite Verbreitung erlangten (Fig. 142), wie *Phylloth. deliquescens* GÖPP. sp., z. T. auch im Permokarbon Sibiriens bekannt. Sehr *Annularia* ähnlich ist *Ph. robusta* FEISTM. (Ostindien, wahrscheinlich auch Sibirien); als besonders typisch kann *Phyllothea indica* FEISTM. gelten. Blütenreste

sind aus dem sibirischen Permokarbon dazu gezogen worden<sup>1)</sup>. Man kann sie nach dem Habitus etwa als eine durch sterile Scheiden unterbrochene *Equisetum*-Blüte beschreiben, wie solche bei den rezenten Arten von *E.* gelegentlich als Monstrositäten vorkommen.

Aus der europäischen Karbonprovinz sind einige Reste bekannt geworden, die sich schlecht von *Phyllothea* trennen lassen, nämlich *Phyllothea frondosa* GRAND'EURY sp. (Gard-Becken, Südfrankreich), die eine Ausnahmeerscheinung unseres Permokarbon und vielleicht einen

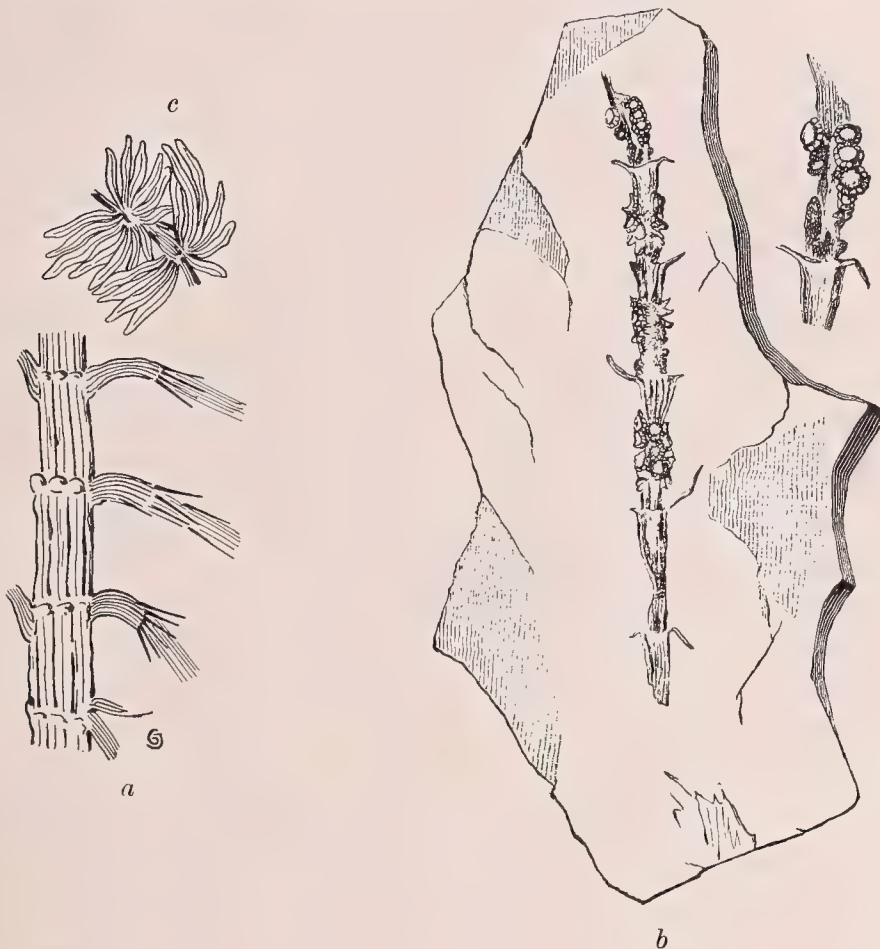


Fig. 142. *Phyllothea*. a *Ph. deliquescens* GÖPP. sp.; b dazu gerechnete Blüten.  
c *Ph. robusta* FEISTM. Nach SCHMALHAUSEN u. FEISTM.

Typus für sich bildet. Außerdem hat ZEILLER eine *Ph.* aus dem Karbon Kleinasiens (Eregli) inmitten ganz europäischer Flora angegeben: *Ph. Rallii* (Mém. Soc. Géol. France 21, 1899, p. 65); bei der Ähnlichkeit mancher Gondwana-*Phyllothecae* mit *Annularia* erscheint es indes geratener, in diesem Falle die Zugehörigkeit zu *Phyllothea* abzulehnen, da die Blüten durchaus wie *Calamostachys* gebaut sind, sich also den echten Calamariaceen anschließen. Auf jeden Fall scheint hier ein

<sup>1)</sup> Eine Blüte von ganz analogem Bau ist neuerdings in Ost-Afrika gefunden worden.

anderer Typus als die echten *Ph.*-Arten vorzuliegen, auch die oben erwähnte Blütenform ist ganz anders.

Die Gattung stirbt mit dem Permokarbon nicht aus, da aus dem Jura Ost-Sibiriens und von Oberitalien *Phyllothea*-Sprosse wohl bekannt sind (*Ph. equisetiformis* ZIGNO); diese Residuen sind also auch außerhalb der Gondwanagebiete vorhanden.

## Calamariaceae und Protocalamariaceae

Pflanzen im Ganzen von der Organisation der Equisetaceen, aber mit sekundärem Dickenwachstum des Stammes, durchweg von bedeutenderen Ausmessungen als die Equisetaceen; außerdem in der Beschaffenheit der Blätter, die bis zum Grunde frei sind, und im Blütenbau von diesen sehr verschieden. Bei den Blüten wechseln meist Quirle von sterilen und fertilen Brakteen miteinander ab.

Man hatte früher die bereits von POTONIÉ (Lehrbuch, S. 183) als besondere Familie abgesonderten *Protocalamariaceae* mit den *Calamariaceae* vereinigt. Eine Sonderstellung der Protocalamariaceen ist entschieden trotz aller Übereinstimmung vorhanden, und die Abtrennung hat daher allgemein Beifall gefunden. Wir stellen daher die beiden Familien auch hier selbständig nebeneinander und geben zunächst eine kurze Übersicht der Charakteristika.

**Calamariaceen.** Riefen der Marksteinkerne<sup>1)</sup> alternierend; Blätter frei, stets einfach; Blüten oft heterospor, aus abwechselnd übereinander gestellten Wirteln steriler und fertiler Blätter („Brakteen und Sporophyllen“) gebildet. Seltener im Kulm, massenhaft und in vielen Formen im ganzen Produktiven Karbon verbreitet.

**Protocalamariaceen.** Riefen der Marksteinkerne durchlaufend, d. h. nicht an den Knotenlinien alternierend. Blätter frei, mehrmals gabelig geteilt. Blüten nur aus Sporophyllen bestehend, anscheinend homospor (Blüten also sehr *Equisetum*-ähnlich). Kulm, seltener noch im tiefsten Produktiven Karbon. Nur eine Gattung mit sehr wenigen Arten.

### I. Calamariaceae

1. Stämme. a) Anatomie. Die Anatomie der Stämme ist sehr gut bekannt. Junge Exemplare zeigen noch wie *Equisetum* Reste eines zentralen Markes, das aber sehr bald verschwindet. Das sekundäre Dickenwachstum des Holzkörpers beginnt ebenfalls sehr bald. Der Holzzylinder der Stämme (Fig. 143) besteht aus einem Ring regel-

<sup>1)</sup> *Dictyocalamites* ARBER (Geol. Mag. 1912, S. 97) mit angeblich „anastomosierenden Rippen“ beruht auf einer Falschdeutung des Fossils, wie ich auch im Brit. Mus. sah, ist also zu streichen.

mäßiger Holzkeile, die nach der Markhöhlung zu mit dem primären Teil vorspringen, so daß die Wandung der Markhöhlung mit vor-

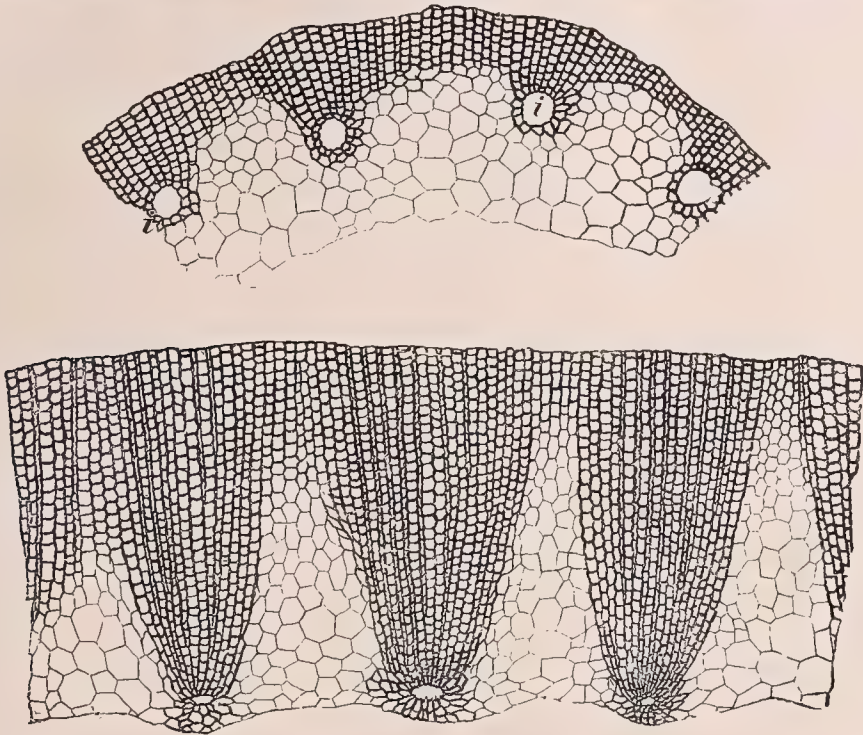


Fig. 143. Stücke von Querschliffen durch strukturbietende *Calamites*-Stücke. Am oberen Stück noch ein Teil des Marks erhalten; *i* Karinalhöhle. Beide Stücke zeigen die vorspringenden Holzkeile, dazwischen die Markstrahlen.

springenden, der Länge nach verlaufenden Leisten besetzt erscheint (Fig. 144). Meist sind Steinkerne der Markhöhlung erhalten, die dann diesen Leisten entsprechend längsfurcht sind; an den Knoten sind diese Längsfurchen durch eine zickzackförmige Nodiallinie verbunden. In den Primärbündeln verläuft eine im ganzen kreisförmige Gewebslücke, die sich an manchen Schliffen noch mit Zellen (Protohydrom) erfüllt zeigt; sie entspricht derjenigen bei *Equisetum*: der „Karinalhöhle“. Das Holz mit seinen radialen Zellreihen besteht im wesentlichen aus Treppenhydroïden, auch mehrreihige Hoftüpfel auf den Radialwandungen kommen vor, sowie Übergänge solcher zu Treppenhydroïden. Jahrringbildung fehlt. Die Markstrahlen haben oft stark vertikal gestreckte Zellen. An

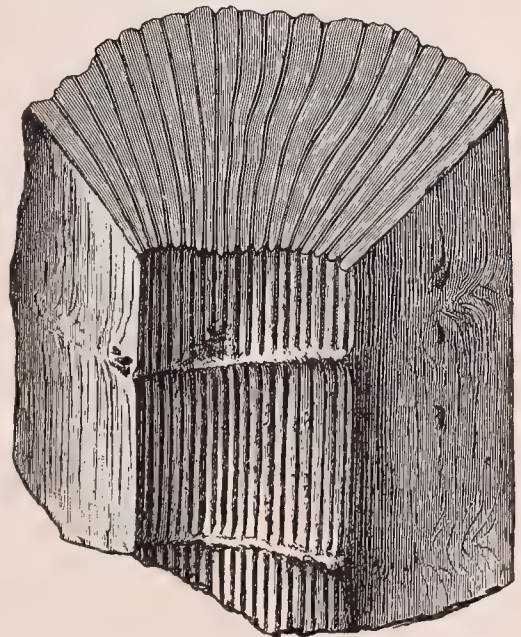


Fig. 144. *Calamites* sp., Stück des Holzkörpers mit Markhöhle eines strukturzeigenden Exemplars. Nach SCHENK.

den Knoten des Stammes erhalten sich im Innern sehr lange Horizontalwände (Diaphragmen, Fig. 145, 146), die auch häufig als Abdrücke

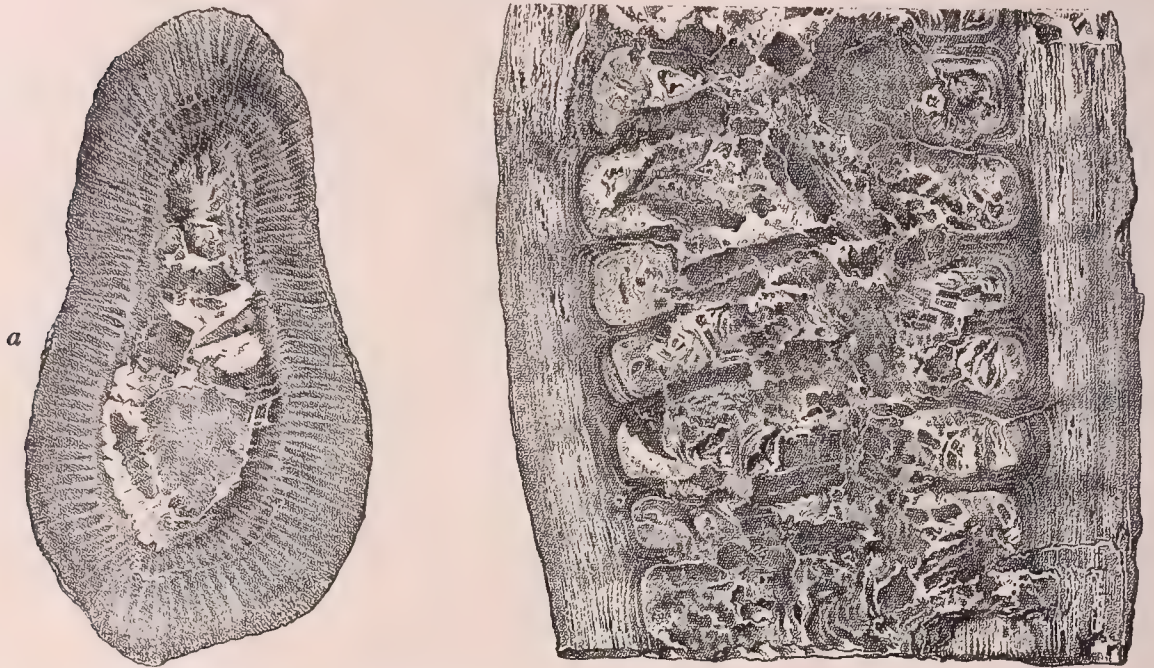


Fig. 145. *Calamites* typ. *approximatus* BRONGN. („*Arthropitys bistriata* GÖPP.“) mit niedrigen Internodien und Diaphragmen in der Markhöhle. *a* Querschliff, *b* Längsschliff. Permokarbon, Frankr.

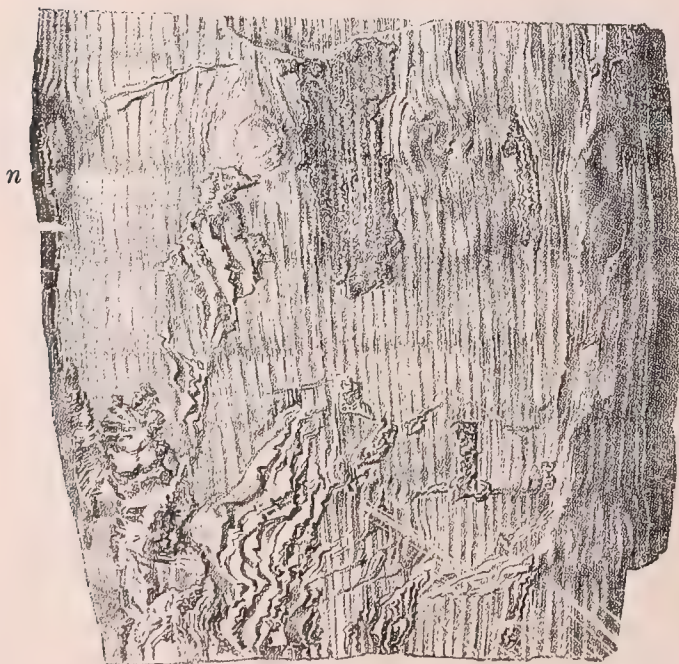


Fig. 145a. Das Stück Fig. 145 von außen; bei *n-n* Ast-Narbenzeile. Nach STUR.

in Form runder Scheiben gefunden werden. Die Primärbündel der übereinander folgenden Stengelglieder alternieren wie die Leitbündel von *Equisetum*, und dies bringt die Alternanz der Rippen bei den Calamitensteinkernen zuwege. Am häufigsten findet man von Calamiten überhaupt die bekannten gerippten Stammsteinkerne, Ausgüsse des Markhohlraums der Stämme, um die oft noch eine Kohlenschicht herumsitzt, den Holzkörper und Rinde darstellend. Bei einigen Formen ist die Außenskulptur des

Stammes sehr selten erhalten oder unbekannt; sie zeigt oft keine Rippung. Bei den Steinkernen entsprechen die Furchen dem nach

innen vorragenden Teil der Holzsegmente, die Wölbungen der Einsenkung der primären Markstrahlen.

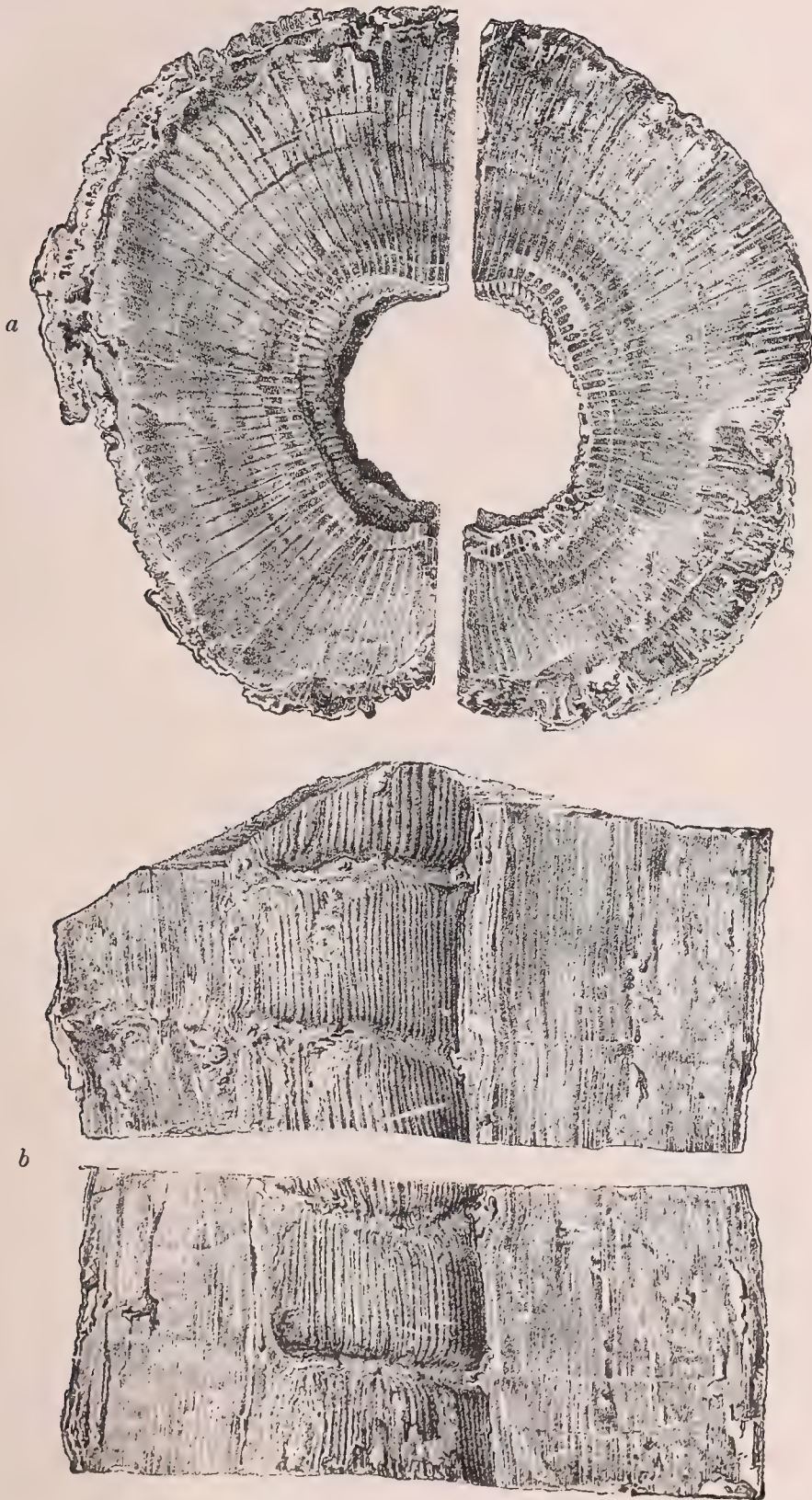


Fig. 146. *Calamites* sp. („*Arthropitys bistrata*“). *a* Querschliff mit Holzkörper und Markhöhle, *b* Längsschliff mit Internodien und Markhöhlung. Rotlieg. von Chemnitz. Nach STUR.

Bemerkenswert sind noch die sogenannten auf den Abdrücken sich stark markierenden „Infranodalkanäle“ (Fig. 147). Die Markverbindungen werden in der Nähe ihrer oberen Kante von je einem, von innen nach außen durch den Strahl verlaufenden Kanal durchzogen („Infranodalkanal“ WILLIAMSON'S), der durch Schwund eines kleinzelligen Gewebes entsteht, nach RENAULT jedoch oft leitende Elemente enthält, weshalb er die in Rede stehenden Organe als die eventuellen Abgangsstellen von Wurzeln ansah („organes rhizifères“).

Ansitzende dickere Zweige lassen ebenfalls oft den Markkörper erkennen, und dieser zeigt sich dann nach dem Ansatzpunkt zu stark verjüngt; öfters sind auch die Zweige selbst verjüngt. Die Stellen auf den Nodiallinien der Marksteinkerne, die den Astabgangsstellen entsprechen, markieren sich durch mehr oder minder große und deutliche flachnapfförmige Vertiefungen, in deren Zentrum mehrere der längsverlaufenden Leitbündelfurchen in einem Punkt zusammenstrahlen.



Fig. 147.  
Stückchen der  
Steinkern-  
oberfläche von  
*Calamites un-*  
*dulatus* STBG.,  
mit „Infrano-  
dalwülsten“.  
Nach WEISS.

Die Rinde der Calamiten enthielt viel Periderm, und nach SCOTT ist bei ihnen Borkenbildung wie bei unseren Bäumen anzunehmen (Studies, 2. Aufl. p. 31).

Die strukturbietenden Calamitenstämme zeigen noch verschiedene Abweichungen untereinander, die speziell die Markstrahlenstruktur betreffen. Man teilt die anatomisch erhaltenen Stämme ein in

1. *Calamites* s. str. (= *Arthropitys* GÖPP.). Markverbindungen nach außen schnell schmal werdend, dünnwandig-parenchymatisch, meist durch den ganzen Holzring hindurch deutlich, aber nach außen gelegentlich undeutlich werdend und verschwindend und sich hier der Struktur der Holzkeile nähernd (Fig. 146). Umfaßt die meisten Karboncalamiten.

2. *Calamodendron* BRONGN. Markverbindungen breit mit bloßem Auge verfolgbar, stets ganz und deutlich durchgehend; sie zerfallen auf dem Querschliff in drei Radialbänder: zwei breite seitliche, die aus dickwandigen Faserzellen, ein Stereom bildend, bestehen und in der Mitte ein Parenchymband haben. Namentlich im Perm.

3. *Arthrodendron* SCOTT (= *Calamopitys* WILL. 1871 non UNGER): Markstrahlen ausschließlich aus Faserzellen gebildet. Sekundärholz netzförmig bis hoftüpfelig verdickt. An diese wäre noch anzuschließen

4. *Protocalamites* SCOTT (*Protocalamites pettycurensis* SCOTT, Studies 2. Aufl. S. 37, Fig. 11), ein nur aus dem Kulm von Pettycur bekannter Typ. Während bei den vorigen, wie bemerkt, das Protoxylem in den Lakunen des Primärholzes sich befindet bzw. befand, ist hier noch ein wenig zentripetales Holz entwickelt. Es sei bemerkt,



daß *Protocalamites* mit den Protocalamariaceen (S. 166) nichts zu tun hat, worauf der unglückliche Name deuten könnte.

b) Kohlig erhaltene Stammreste. Von einem natürlichen System der in Abdrücken massenhaft bekannten Calamitenstämme kann noch keine Rede sein, schon da man nur in den allerwenigsten Fällen den Zusammenhang mit gewissen Blattarten und Blüten kennt. Bei manchen Arten findet man fast nur Steinkerne erhalten, während andere häufiger mit Oberflächenstruktur erhalten sind und dann auch noch oft den Knotenlinien ansitzende, meist schmale Blätter zeigen. Die Klassifikation der Calamiten kann daher nur eine künstliche sein, wiewohl einige solcher künstlichen Gruppen den Eindruck natürlicher Sippen erwecken (*Cal. cruciatus*-Gruppe, *Calamophyllites*). Man benutzt meist die von E. WEISS gegebene Klassifikation, die zwar auch ihre Mängel hat, bisher aber noch nicht durch eine bessere ersetzt werden konnte. Die Mängel zeigen sich z. B. bei Arten wie *Calamites undulatus* STERNBG., der oft der Position der Astnarben nach in mehrere Gruppen gebracht werden könnte (vergl. JONGMANS, Mededeel. Rijks-Herbarium, Leiden, 1910, p. 43 ff. und Anleitung 1911, p. 126); dies letztere Werk ist überhaupt zum näheren Studium ebenso unerlässlich wie das große neue Calamitenwerk von KIDSTON und JONGMANS (Monogr. of the Calamites of Western Europe. Med. Rijksops. Delfst. No. 7, Atlas T. 1—158, 1915, Text erst z. T.



Fig. 148. *Calamites* sp., aus der *Stylocalamites*-Gruppe, Struktur zeigendes Exemplar mit Markhöhlung und erhaltener Stammoberfläche (oben links). Nach STUR.

erschienen), dessen Ergebnisse in dieser Auflage noch nicht benutzt werden konnten.

*Calamites* SUCKOW (als Gesamtgattung).

1. *Stylocalamites* WEISS (Fig. 148). Verzweigung selten, Astnarben demgemäß auch selten, vom Kulm bis zum Rotliegenden. *Cal. Suckowi* BRONGN. ist der häufigste und verbreitetste Calamit, er kommt im ganzen Produktiven Karbon bis zum Rotliegenden vor. Internodien der unteren und mittleren Steinkernteile meist breiter als hoch; Rippen breit, ziemlich flach, mit abgerundetem Ende; Infranodalnarben meist groß. *Cal. Cisti* BRONGN. des mittleren und oberen Produktiven Karbon hat im Durchschnitt längere Steinkerninternodien im Verhältnis zu ihrer Breite; Rippen sehr schmal mit länglichen Knötchen als Infranodalnarben. *Calamites undulatus* STERNBG. ähnlich *C. Suckowi*, aber mit spitzen Rippenenden und kaum hervortretenden Infranodalnarben; Rippen mit gekreuzter Schraffur, oft geknickt („unduliert“). Häufig im mittleren Produktiven Karbon. Bei *Cal. distachyus* STERNBG. (= *arborescens* STERNBG.) im mittl. Produktiven Karbon sind die Internodien kurz, höchstens so lang wie breit; Rippen schmal, gewölbt. *Cal. gigas* BRONGN. ist ein Leitfossil des Rotliegenden; die Steinkerne oft sehr dick; Internodien viel kürzer als breit; Rippen sehr breit (im Durchschnitt 5—14 mm breit), stark gewölbt, oben und unten langspitzig, die Nodiallinie zickzackförmig mit gern ungleich-langen Zacken. *Calamites Waldenburgensis* STUR und *C. Schützei* STUR mit sehr dicker Kohlenrinde.

2. *Eucalamites* WEISS. Knoten fast alle oder bestimmte in regelmäßiger Folge bezweigt.

a) Gruppe des *Calamites cruciatus* STERNBG. Glieder meist kurz, aber auch lange (zum Teil ganz plötzlich zwischen kurzen) vorkommend. Astnarben zu 3—10 auf jeder Nodiallinie, schüsselförmig, alternierend (in Quincunx, Fig. 149). Es sind fast nur Steinkerne bekannt, alle im oberen Produktiven Karbon und Rotliegenden häufig, beginnend im oberen Teil des mittleren. Die Formen der höheren Schichten oft mit manschettenartigen Wülsten parallel den Nodiallinien. Sehr formenreiche Gruppe; die „Arten“ werden z. T. nach der Zahl der Astnarben pro Glied unterschieden, doch stellen diese „Arten“ vielleicht nur Teile einer Pflanze dar.

b) Gruppe des *Cal. ramosus* ARTIS. Jeder Knoten meist mit zwei gegenständigen großen Astmalen, an denen die Äste oft noch ansitzen, Steinkerne dünn, Glieder meist viel länger als breit. *Cal. ramosus* ART. s. str., der einzige Calamit, der in allen Teilen bekannt ist; verzweigte Stämme, Blätter (*Annularia ramosa* WEISS, ähnlich *A. radiata*, Fig. 152c), und Blüten (*Calamostachys ramosa*) sind bekannt, letztere sehr klein. Äußerlich dem vorigen nahestehend, in Steinkernen sogar oft schwer

unterscheidbar, in Wirklichkeit aber (nach den Blüten und der Beblätterung) einen Sondertyp darstellend, ist *C. paleaceus* STUR zu nennen. Die Oberfläche dieses ist warzig-rau, die Astnarben von den vorigen etwas abweichend; die Beblätterung entspricht etwa *Asterophyllites*

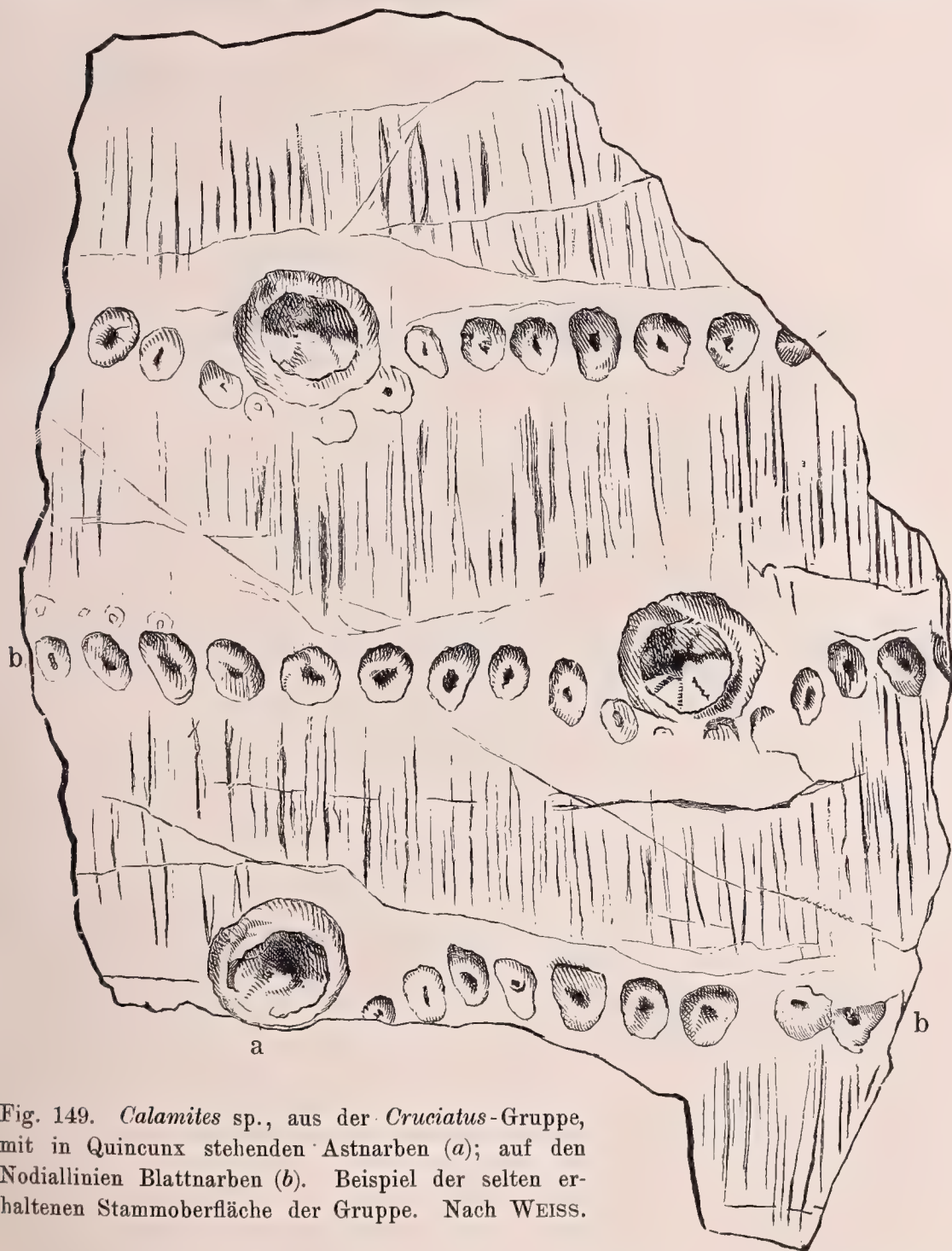


Fig. 149. *Calamites* sp., aus der *Cruciatius*-Gruppe, mit in Quincunx stehenden Astnarben (a); auf den Nodiallinien Blattnarben (b). Beispiel der selten erhaltenen Stammoberfläche der Gruppe. Nach WEISS.

*grandis* STBG. Die Blüte stellt einen mit „*Volkmannia*“ *pseudosessilis* GRAND' EURY nahe verwandten Typus dar (s. hinten), der sich auch mit *Cingularia* vergleichen läßt, und sollte in eine besondere Gattung getan werden. Über diese Art siehe besonders KIDSTON, *Végétaux houill.*

Hainaut belge 1911, S. 110; auch JONGMANN'S Anleitung, 1911, S. 121 u. 320). *Calamites ramifer* STUR (Astnarben bedeutend kleiner, öfter fehlend?) des tiefsten Prod. Karbons wird von einigen Autoren, aber kaum mit Recht, mit *Cal. ramosus* vereinigt.

c) *Calamophyllites* GRAND'EURY (*Calamitina* WEISS). Astabgänge (meist zu vielen nebeneinander) an bestimmten Knotenlinien auftretend, dazwischen astlose Glieder; Bezweigung also regelmäßig periodisch. Die wichtigste Gruppe dieser „Untergattung“ bilden die um *Calamites Göpperti* ETTINGSH. sich gruppierenden Arten; *C. Göpperti* mit ungefähr

gleichlangen, niedrigen Gliedern, *C. Sachsei* STUR mit periodisch an Länge ab- und zunehmenden Gliedern (Fig. 150).

Das unterste (kleinste) Glied trägt die Astmale. Steinkerne sind unter dem Sammelnamen *Cal. varians* STBG. bekannt.

Bei diesen Arten ist die Außenskulptur mit den Blattnarben und auch mit ansitzenden freien Blättern bekannt (in der Jugend sind diese scheidig verwachsen). Die Berippung ist auf der Stammoberfläche wenig sichtbar.

Bei manchen Arten treten sehr große Narben auf wie *C. macrodiscus* WEISS und *discifer* WEISS. Die Formen gehören der Flora des mittl. Prod. Karbon an; eine einzige, die auch hierhergerechnet wird, *C. ostraviensis* STUR (Periode von drei Gliedern) dem unteren Prod. Karbon.

Die Blüten sind nicht mit Sicherheit bekannt; STUR hat zu *Calamites Sachsei* solche von *Macrostachya*- und *Calamostachys*-Typus gerechnet, woraus schon die Unsicherheit hervorgeht, da zu einer Art nur ein Blütentypus gehören kann.

Nach der STUR'schen Figur (Calamarien, 1887, t. XI, 2) dürften gewisse *Macrostachyen* aber zu *Sphenophyllum* gehören, das ja STUR mit *Calamites* vereinigte.

2. Calamitenwurzeln. Bei den Marksteinkernen ist es oft schwer zu sagen, ob man Luftsprosse oder Rhizome vor sich hat. Anatomisch zeigen die Wurzeln von den Stämmen einige Abweichungen; man bemerkt bei ihnen oft ein erhaltenes Mark, im Primärteil des Sekundärholzes fehlen die „Karinalkanäle“, und es ist deutliches Zentripetalholz vorhanden; ferner ist die Rinde sehr lakunös. Bei kleineren Adventivwurzeln hat man typische Wurzelstruktur; ein Mark fehlt hier, und man erblickt eine doppelte Endodermis wie bei *Equisetum*. Diese Wurzeln sind unter dem Namen *Astromyelon* WILLIAMSON bekannt (Fig. 151).

Fig. 150.  
Schema von  
*Calamites*  
*Sachsei* STUR  
aus der *Calamophyllites*-  
Gruppe.

Auch in Abdrücken kennt man Calamitenwurzeln sehr wohl. Sie sind als *Myriophyllites* wohlbekannt, unverzweigt und ungegliedert, allseits dicht mit Haaren und Närbchen (?Wurzelhaaren) besetzt; namentlich an *C. ramosus* kommen sie oft vor. Auch die als *Pinnularia* angegebenen,

gefiederten und zweizeilig „behaarten“ Wurzeln können wohl zu einigen Calamiten, aber auch zu anderen Pflanzen gehört haben. Die Lakunosität des Rindengewebes von *Astromyelon* weist auf sumpfigen Standort der Calamiten.

3. Beblätterung der Calamariaceen. Bei einigen Formen findet man öfter noch Blätter oder deren Narben (Fig. 149) an den Nodiallinien der Stämme herumsitzend, besonders bei *Calamophyllites*; sie sind schmal, frei.

Überaus zahlreich sind die beblätterten Zweige der Calamiten, deren Blattformen sehr charakteristisch sind, aber nur zum geringen Teil ist der Zusammenhang mit (bestimmten) Stämmen (und Blüten) bekannt. Man bezeichnet sie als *Annularia* und *Asterophyllites*.

*Annularia* STERNB. Blätter jedes Wirtels in einer Ebene ausgebreitet, einaderig, am Grunde  $\pm$  deutlich zu einem scheibenförmigen Ring

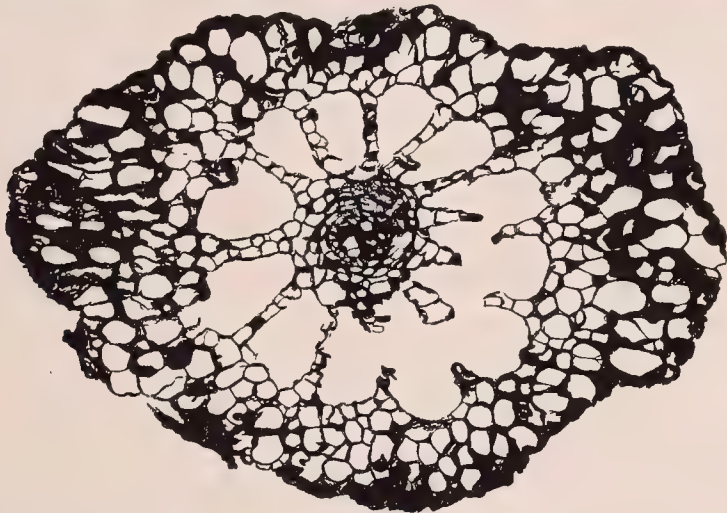


Fig. 151. Querschnitt durch eine *Calamites*-Wurzel (*Astromyelon*). Im Zentrum ein Leitbündel, darum Lakunen, durch Parenchym-Bänder getrennt. Nach WILLIAMSON.

verbunden. Die Arten gehören zu den häufigsten Karbon- und Rotliegend-Fossilien. — *A. stellata* (SCHLOTH.) WOOD (= *A. longifolia* BRONGN.) mit großen 4—5 cm langen dichtgedrängten lineal-lanzettlichen Blättern, 20—40 pro Wirtel, ist gemein vom obersten Teil des mittleren Prod. Karbons bis zum Rotliegenden (Fig. 152a). Zu ihr gehören als Stämme Formen des *Calamites cruciatus*, als Blüte *Calamostachys tuberculata* (s. hinten). Nicht zu verwechseln mit dieser ist die durch meist geringere Blattzahl im Wirtel und rein schmal-lineale Blätter verschiedene *A. pseudostellata* POTONIÉ (Fig. 152b), in denselben Horizonten heimisch aber schon viel tiefer beginnend (Lonchopteriden-Zone), nach JONGMANS vielleicht mit *A. carinata* GUTB. identisch. Daneben kommen noch eine Anzahl meist kleinerer Formen vor, die wir hier übergehen. Eine große *Annularia*, durch ungleichlange Blätter ausgezeichnet, stellt *Ann. maxima* SCHENK des chinesischen Permokarbons dar. Als möglicher-

weise mit dieser verwandt könnte man mit ZEILLER (Flore foss. Tonkin 1902, p. 136) die eigentümliche *Annulariopsis inopinata* ZEILL. betrachten, die indes liasso-rhätischen Alters ist; sie ist offenbar ein isolierter Typus und hat mit eigentlichen Calamariaceen kaum etwas zu tun. — *Ann. radiata* (BRONGN) STNBG. (Fig. 152c) mit kleineren lanzettlichen Blättern im mittleren Prod. Karbon. — *A. sphenophylloides* (ZENK.) UNG. (= *A. brevifolia* BRONG.) vom mittleren Produktiven Karbon bis zum Rotliegenden hat kurze, gestreckt-umgek.-keilförmige, plötzlich zugespitzte Blätter.

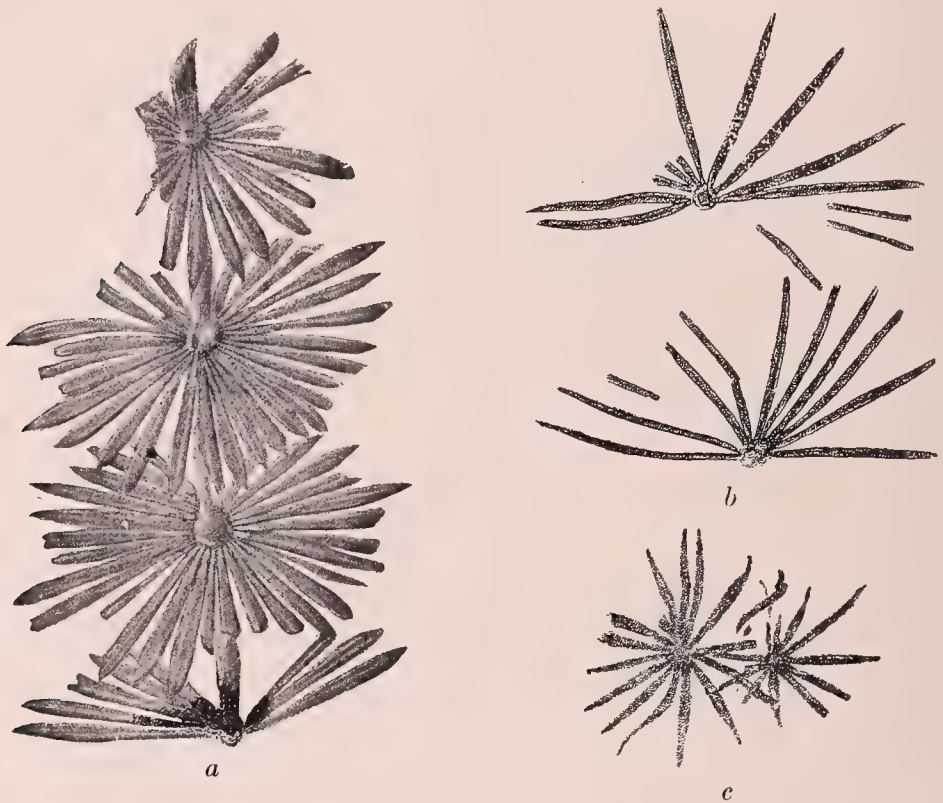


Fig. 152. *Annularia*-Beblätterung. a *A. stellata* SCHLOTH. sp., b *A. pseudostellata* POT. c *A. radiata* BRONGN.

*Asterophyllites* BRONGN (vgl. Fig. 133). Blätter mehr oder minder nach aufwärts gerichtet, bis zum Grunde frei. Bei den Sphenophyllaceen (vergl. S. 150 und 155) kommt *Asterophyllites*-Beblätterung ebenfalls vor. — Besonders häufig ist *Ast. equisetiformis* (SCHLOTH) BRONGN. des (oberen) Produktiven Karbon und Rotliegenden mit mittellangen Blättern, während die Blätter von *Ast. grandis* (STERNB.) H. B. GEIN. und ähnlicher Formen namentlich des mittleren Produktiven Karbon nur einige Millimeter lang sind und diejenigen von *Ast. longifolius* (STERNB.) BRONGN. vom mittleren Produktiven Karbon bis zum Rotliegenden bis fast 1 dm lang sein können bei einer Breite von nur etwa 1 mm. Manche Formen wie z. B. *Asterophyllites grandis* sind als Sammelformen zu betrachten und in weitere Arten zerlegt worden. Dieser Typus ist auch anatomisch bekannt

(THOMAS, Philos. Transact. Roy. Soc. B, Vol. 202, 1911, S. 51ff.). Die Blätter zeigen ein Zentralbündel und deutliche interstitienreiche Palisadenzellen an der Oberseite. Die Spaltöffnungen (nur unterseits) zeigen gestreifte Schließzellen und ähneln darin denen vieler *Equisetum*-Arten; auch Blätter vom *equisetiformis*-Typus sind anatomisch bekannt.

4. Blüten. Die Blüten der Calamariaceen weichen von denen der lebenden Equisetales in mehreren Punkten ab, besonders darin, daß wenigstens ein Teil davon heterospor ist, und darin, daß zwischen den sporangientragenden Wirteln jeweils ein Wirtel steriler Blätter eingeschoben ist, dessen oft aufwärts gebogene freie Spreitenenden die Sporophylle von außen abschließen. Calamitenblüten sind zahlreich in Abdrücken bekannt; am wichtigsten sind aber die strukturbietenden Exemplare aus den Torfdolomiten und Rotliegendkieseln. Man hat verschiedene Typen unterschieden nach der Art und Weise, wie die

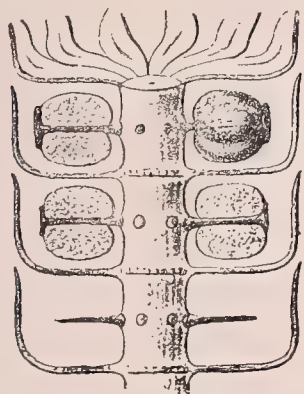


Fig. 153. *Calamostachys*, Calamitenblüte, Längsschnitt, chematisch.

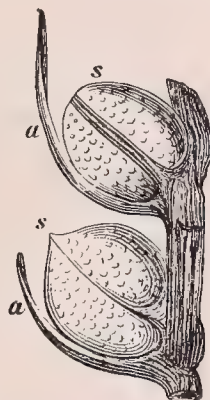


Fig. 154. *Palaeostachya* sp., die Insertion der Sporangien in den Blattachseln zeigend. s Sporophylle, a Blattquirle. Aus WEISS.

Sporangienträger inseriert sind, ob axillär oder an der Achse zwischen den Brakteen. Die Sporangienträger ähneln nur zum Teil den schildförmigen von *Equisetum*, z. T. sind sie anders beschaffen. Die wichtigsten Typen sind im folgenden behandelt, wobei auf unsichere oder schlecht definierte Formen wie *Volkmannia*, *Bruckmannia* u. dergl. keine Rücksicht genommen wurde.

a) *Calamostachys* SCHIMPER (einschließlich *Stachannularia* WEISS<sup>1)</sup>, Fig. 153). Sporangienträger zwischen den Brakteen angeheftet, schildförmig. Eins der bekanntesten Beispiele bildet *C. Binneyana* CARR., die mit Struktur bekannt ist und höchstwahrscheinlich zu *Asterophyllites grandis* gehört (vergl. THOMAS, New. Phytologist. 1909, p. 249; HICK-

<sup>1)</sup> Die besondere Form der Sporangienträger, auf die WEISS *Stachannularia* von *Calamostachys* abtrennte, wird von den meisten Autoren wie ZEILLER, SOLMS, SCHENK, JONGMANS bestritten und dürfte auf irrtümlichen Beobachtungen beruhen. Vergl. JONGMANS, Anleitung 1911, S. 283.

LING, Manchest. Lit. Philos. Soc. 1910, No. 17). Die Zapfenachse enthält ein Mark, darum 6 oder 8 Leitbündel, die auch Sekundärholz zeigen. Die Leitbündel alternieren nicht, sondern gehen gerade über die Rippen durch. Die „Brakteen“ sind hier zunächst zusammenhängend (bei andern Typen aber auch frei), die aufwärts gebogenen Enden sind frei. Die Sporangiphoren tragen je vier Sporangien mit nur einer Art Sporen. Wenn also auch diese Form heterospor gewesen sein sollte, so müßten die Makrosporen wohl in besonderen Zapfen sitzen, die noch unbekannt sind.

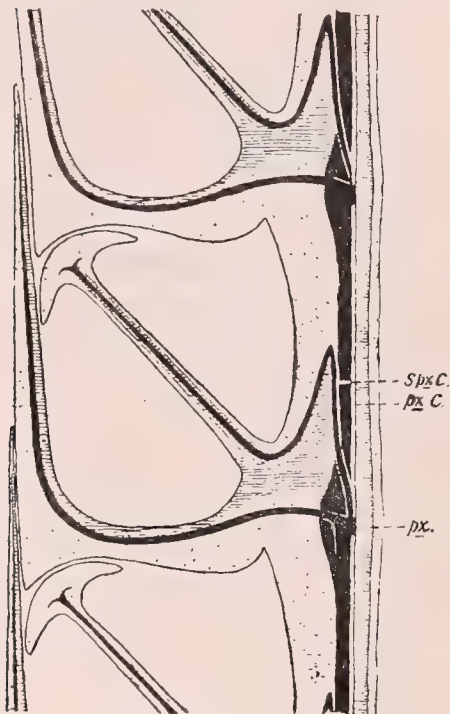


Fig. 155. *Palaeostachya vera* SEW., schematischer halbiertes Längsschnitt. Schwarz: Leitbündel; die Sporangien selbst sind fortgelassen, nur der Sporangienträger sichtbar. *px* persistierendes Protoxylem an der Nodiallinie, *px C* „Karinalkanal“ des Hauptleitbündels. Zu beachten ist der zuerst aufwärts, dann abwärts gerichtete Lauf des Sporangiphorleitbündels. Nach HICKLING.

Als Beispiele für heterospore *Calamostachys* seien *Calamostachys Cashiana* WILLIAMSON und *Calamostachys tuberculata* STERNBERG sp. genannt, letzterer zu *Annularia stellata* und damit zur Gruppe *C. cruciatus* gehörig. Bei dem erstgenannten treten beide Arten von Sporen an demselben Sporangienträger auf, bei dem letzteren enthält der obere Teil der Blüte Mikro-, der untere Makrosporangien, also ähnlich wie bei manchen Lepidostroben. Bei der Erhaltung in Abdrücken ist die Insertion der Sporangiphoren oft nicht einwandfrei festzustellen, und dann die Unterscheidung von dem folgenden Typus schwer:

b) *Palaeostachya* WEISS. Sporangiphore in der Achsel der Brakteen (oberwärts) inseriert. Auch von diesem Typus sind Abdrücke und strukturbietende Reste bekannt. Die Abdrücke sind oft recht häufig wie *P. pedunculata* WILL. und *Ettingshauseni* KIDSTON (beide sehr ähnlich). Der Bau ähnelt bis auf den Sporangienansatz

gänzlich *Calamystachys* wie besonders die strukturbietenden Reste zeigen (RENAULT Flore foss. Autun 1896, t. 29, 1—4; 30, 1; SCOTT, Studies, 2. Auflage, 1909, p. 61; SEWARD, fossil plants I, 1898, p. 358). Die Achse ist durchaus calamitoid gebaut, die Sporangienträger schildförmig wie bei *Calamostachys* mit 4 (?2) Sporangien. Die meisten Arten ähneln im Habitus *Calamostachys*, eine Art, *Palaeostachya distachya* STERNBERG sp. (zu *Calamites distachyus* gehörig, oft an diesem ansitzend), ähnelt *Macrostachya*: es sind bis jetzt nur homospore Paläostachyen bekannt.



Sehr merkwürdig ist bei *Palaeostachya vera* SEWARD der Verlauf des Leitbündels der Sporangioophoren, das zunächst von dem Knoten scharf aufwärts verläuft bis zur Hälfte des Internodiums, dann wieder scharf abwärts, um dann erst in den Sporangioophorstiel einzutreten. Dieser Leitbündelverlauf spielt für die vergleichende Morphologie der *Calamostachys*- und *Palaeostachya*-Blüte eine große Rolle (HICKLING, Ann. Bot. XXI, 1907).

c) *Macrostachya* SCHIMPER. Ähren groß, langzylindrich. Brakteen dicht, alternierend, in der Jugend sich berührend (? verwachsen), später mehr auseinander spreizend, zwei bis mehrmal länger als die Internodien. Stellung der Sporangienträger unbekannt, die Gattung daher provisorisch, und die Arten wohl zu *Calamostachys* oder *Palaeostachya* gehörig (vergl. *Pal. distachya!*). *Macrostachya infundibuliformis* BRONGT. und *Hauchecornei* WEISS, letztere bisher nur in den östlichen Kohlenbecken, sind noch am häufigsten<sup>1)</sup>. Ähnlich *Macrostachya* und habituell von dieser oft nicht zu unterscheiden sind die als *Huttonia* bezeichneten Blüten, die durch den Besitz einer ringförmigen „Scheibe“ unterhalb des Brakteenquirls merkwürdig sind; Sporangienträger achselständig, *Huttonia spicata* STERNBERG im mittelböhmischen Karbon.

Zum Schluß wäre zu besprechen die isolierte *Cingularia typica* WEISS, die nicht nur strukturell, sondern auch dem Vorkommen nach sehr merkwürdig ist (Fig. 156). Häufig im Karbon des Saarbeckens auftretend, ist sie außerhalb desselben nur in wenigen Stücken aus Belgien u. England bekannt. Man hat die Ähren an Stengeln ansitzend gefunden, mit einfachen, einadrigen Blättern.

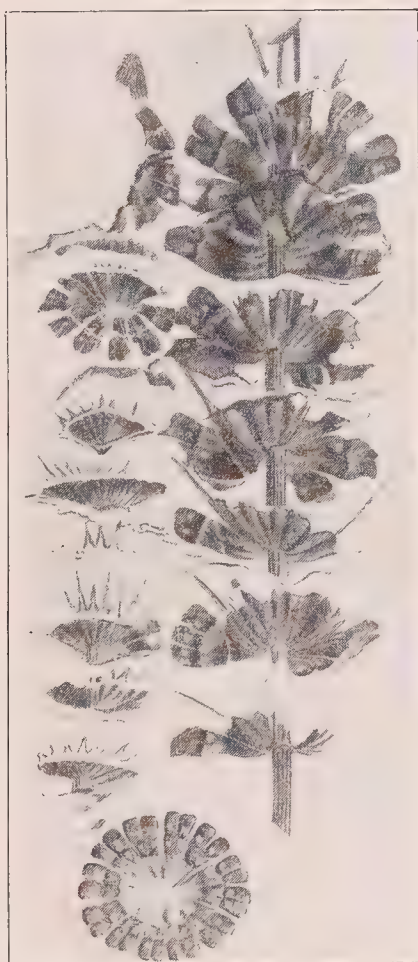


Fig.156. *Cingularia typica* WEISS. Links: Besonders deutlich der obere (sterile) Wirtel. Rechts: Besonders der untere (fertile) Wirtel mit den Abfallstellen der Sporangien. Saarrevier.

<sup>1)</sup> Hier sei auf die, wie mir scheint, nicht befriedigende Figur aus STUR's Calamarien (1887, t. XI, 2) aufmerksam gemacht, die öfter in die Literatur herübergenommen wurde (JONGMANS, Anleitung, 1911, S. 382; SCOTT, Studies, 2. Aufl., S. 87). Der Zusammenhang der zu *Macrostachya Hauchecornei* WEISS gehörigen Blüten mit dem daran liegenden *Sphenophyllum Sachsei* erscheint mir nicht erwiesen, vielmehr liegt ein täuschendes An- oder Aufeinanderliegen beider vor; auf die näheren Gründe für diese Ansicht kann ich hier nicht eingehen. Wenn, wie die Autoren annehmen, *Spheno-*

Die Ähre ist ziemlich lang, verhältnismäßig locker gebaut. An jedem Glied sitzen unmittelbar übereinander zwei Blattwirtel, der obere steril, scheidenartig, mit vielen spitzen Zähnen, etwas aufwärts gerichtet; der untere etwa horizontal, mit abgestumpften zweiteiligen Lappen, deren jeder zwei hängende, abfällige Sporangien trägt.

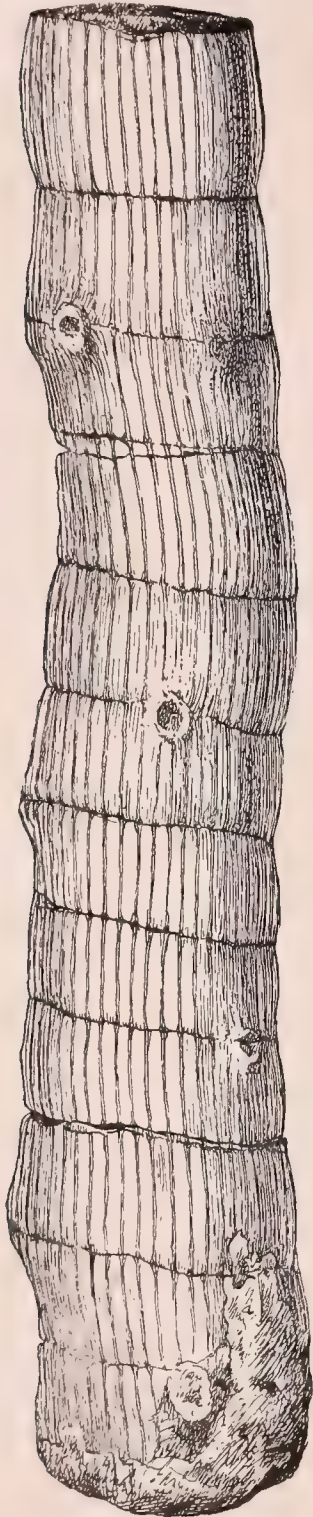


Fig. 157. *Asterocalamites scrobiculatus* (SCHLOTH.) ZEILL. Kulm, Magdeburg.

Man weiß immer noch nicht, zu welchem Blatttypus oder Calamiten etwa diese Blüte gehört haben könnte; vielleicht ist es gar kein baumförmiger Calamit gewesen. Es ist jedenfalls kein spezifisch Saarbrückener Calamit bekannt, der dafür in Frage käme. Bei der Gleichförmigkeit vieler Calamitenstämme wird man vielleicht nie dahinter kommen.

Ein zweiter Typus, der ebenfalls in die *Cingularia*-Gruppe gerechnet werden kann, ist schon vorn als Blüte von *Calam. paleaceus* (S. 173) erwähnt worden (vgl. KIDSTON, Hainaut belge 1911, p. 112), und dieser Form gehört, obwohl eine andere Art, auch an: „*Volkmannia*“ *pseudosessilis* GRAND'EURY (Bass. houill. Loire, 1877, t. VI, 3). An den Knoten sieht man ebenfalls dicht übereinander einen sterilen Wirtel (wie ein kleiner Asterophyllit) und darunter den fertilen, bestehend aus Sporangiphoren mit je einem hängenden Sporangium.

## 2. Protocolamariaceae

Im Prinzip den Calamariaceen ähnlich, aber die Leitbündel an den Nodiallinien nicht abwechselnd („Riefen an den Marksteinkernen grade durchlaufend“ (Fig. 157)), Blätter also wie bei den Sphenophyllaceen superponiert, nicht einfach, sondern zwei  $\times$  gabelig. Blüten ebenfalls bekannt, da an der Zugehörigkeit der als *Pothocites* angegebenen Zapfen zu *Asterocalamites* nach KIDSTONS Darlegungen kaum ein Zweifel bestehen kann (Ann. u. Mag. Natural History 1883, p. 297), und da

*phyllum Sachsei* zu *Sph. cuneifol.* gehört, so dürfte dies schon gegen die Zusammengehörigkeit sprechen, da die Ähren von *Sph. cuneifol.* keinerlei Ähnlichkeit mit denen der *M. Hauchecornei* besitzen.

FEISTMANTEL einen beblätterten Sproß mit einer anhaftenden, endständigen Blüte von *Pothocites*-Habitus (Fig. 158) bekanntgemacht hat (Zeitschr. Deutsche Geol. Ges. 1873, t. XIV, 5). Die Blüten bestanden danach aus langen Zapfen, die mit zahlreichen, wirtelständigen, je vier (wie bei vielen Calamariaceenblüten) Sporensäcke tragenden Sporophyllen besetzt waren. In gewissen Abständen war die Ähre durch Wirtel von feinen, gegabelten Blättern (also ähnlich den normalen Blättern) unterbrochen, doch scheint dies nach anderen Exemplaren nicht immer der Fall gewesen zu sein. Beim Fehlen der sterilen Blattquirle wäre also die Blüte sehr Equisetum ähnlich gewesen (RENAULT, Flore foss. d'Autun, 1896, t. 42, 6).

Die Protocalamariaceen umfassen im allgemeinen nur eine Gattung mit einer oder wenigen Arten; die Marksteinkerne der Stämme sind unter dem Namen *Asterocalamites scrobiculatus* (SCHLOTH.) ZEILLER (= *Archaeocalamites radiatus* STUR, *Bornia radiata* BRGN. sp., *Calamites transitionis* GÖPPERT) bekannt und gehören zu den häufigsten Kulm-Fossilien; auch ins tiefste Produktive Karbon gehen sie noch hinauf. Dagegen sind sie im Devon, auch im Oberdevon noch nicht gefunden worden, was man allerdings fälschlich in manchen Lehrbüchern liest<sup>1)</sup>.

Das Gleiche gilt von den Blättern, die wegen der Gabelung auch für Sphenophyllen gehalten wurden („*Sphenoph. furcatum*“ GEINITZ, Fig. 158). Die Stämme sind auch mit Struktur bekannt, und unterscheiden sich in nichts von den Calamitenstämmen, abgesehen natürlich von dem Leitbündelverlauf. *Asterocalamites* ist nach dem Gesagten ein wichtiges Kulm-Leitfossil.

*Asterocalamites* zeigt also durch den Leitbündelverlauf und die Blätter Anklänge an Sphenophyllum; die Stammanatomie ist die von *Calamites*, die Blüten mehr equisetoid: All das ist gewiß Beweis genug für die Berechtigung der Aufstellung der besonderen



Fig. 158. *Pothocites*, Blüte zu *Asterocalamites*. Kulm, Rothwäldersdorf. Zu beachten die gegabelten Blätter.

<sup>1)</sup> So z. B. werden in SCOTT'S Studies sowohl *Archaeocalamites* als auch Gattungen wie *Cladoxylon*, *Protopytys* usw. als im Devon vorkommend angegeben. Es gründet sich dies auf Bemerkungen von SOLMS-LAUBACH, der speziell mit Beziehung auf die Saalfelder Kulmpflanzen (mit Struktur) meinte, sie könnten auch aus dem Oberdevon stammen. SCOTT hat dann vielfach das „Ober“ fortgelassen, und kurz „Devon“ gesagt. Die alten RICHTERSchen Angaben, auf die SOLMS Bemerkung wohl zurückgeht, sind aber ganz sicher falsch, wie mir Herr Landesgeologe E. ZIMMERMANN mitteilt. Es handelt sich ganz ohne Zweifel in den Saalfelder Sachen um unteren Kulm, und mit den Glätzisch-Falkenberger Materialien wird dies auch nicht anders sein. Es ist jedenfalls ganz unzulässig, schlankweg von „Devon“ ohne jegliche Einschränkung zu sprechen.

Familie Protocalamariaceen durch POTONÉ, der allerdings die Blüten für nicht sicher hierher gehörig ansah.

Bis auf weiteres sind hier anzureihen:

*Autophyllites* GRAND'EURY (Bass. houill. du Gard, 1890, t. 17, fig. 9—19). Die Blüten ähneln sehr denen von *Asterocalamites*, die Blätter sind nur einmal gegabelt, am Grunde scheidig verbunden, die Riefen der Steinkerne alternieren jedoch meistens. Isolierte Form aus dem oberen Produktiven Karbon.

*Sphenasterophyllites* STERZEL. Dünnere Zweige von *Asterophyllites*-Charakter mit linealen, ziemlich langen (bis 5 cm) Blättern, die in verschiedener Entfernung von der Basis einmal gegabelt sind. Von *Sphenophyllum myriophyllum* durch die erst unmittelbar unter der Blattgabelung gegabelten Adern unterschieden. Isolierte Form aus dem badischen Karbon.

*Protocalamites* SCOTT hat mit den Protocalamariaceen nichts zu tun (s. S. 170).

---

Zur Morphologie der Calamariaceenblüten sei noch einiges bemerkt. Man kann sie wohl in zwei Gruppen teilen: *Calamostachyae* (*Calamostachys*, *Palaeostachya*, *Macrostachya* und *Huttonia*) und *Cingularieae* mit der „Duplikatur“ der Wirtel, an die bis zu gewissem Grade auch die „Scheibe“ von *Huttonia* erinnert, deren Sporangienträgerstellung diese aber in die erste Gruppe verweist. Es ist nun für *Calamostachys* sehr bemerkenswert, daß eine Gliederung des Stengels nur an den Ansatzstellen der sterilen Brakteen (Fig. 153) vorhanden ist, nicht aber an der Ansatzstelle der Sporangiochore. HICKLING (Manch. Mem. 54, 1910, No. 17) hat nun zu zeigen versucht, daß die Leitbündel von *Calamostachys Binneyana* u. a. wie bei *Palaeostachya* ihren Ursprung von den Gliederungsstellen des Stengels nehmen, von wo also auch die Brakteenleitbündel ausgehen, daß also morphologisch *Calamostachys*-Blüten mit denen von *Palaeostachya* (mit achselständigen Sporangiochoren) prinzipiell übereinstimmen. Er hält *Calamostachys* für die primitivere Form; in welcher Weise daraus *Palaeostachya* entstanden sein kann, zeigt in sehr demonstrativer Weise der schon oben besprochene Leitbündelverlauf bei dem Sporangiochor von *Palaeostachya vera*, der zunächst ganz widersinnig erscheinend, bei der Annahme eines *Calamostachys*-Vorfahren leichter verständlich wird; das zunächst scharf aufwärts gehende, dann wieder zurückbiegende Leitbündel hat noch im Anfang den alten Leitbündelverlauf von *Calamostachys* beibehalten; bei anderen *Palaeostachyen* sieht man dann nach Abort des „Leitbündelumwegs“ das Leitbündel direkt schräg aufwärts in das Sporangiochor treten.

Wir hätten in diesem Lichte die Calamarienblüte aufzufassen als ursprünglich bestehend aus duplizierten Blattwirteln, bei denen bei den Calamostachyeen der obere, bei den Cingularieen der untere Wirtel fertil ist. Nach dieser Auffassung können wir auch eine ungezwungene Annäherung an die Sphenophyllaceenblüten vornehmen, indem wir bei diesen ja die Sporangiochore bzw. die fertilen Wirtel stets in Zusammenhang mit „Brakteen“ sehen; auch bei diesen ist meist der obere Teil fertil, jedoch zeigt sich in *Sphenophyllum fertile* ein Typus, der den oberen und unteren Teil fertil zeigt, ein Fall, der bei Calamitenblüten aber noch nicht nachgewiesen ist.

Was schließlich die *Asterocalamites*-Blüte anbelangt, so zeigt diese ja überraschenderweise einen mehr an *Equisetum* erinnernden Typus; die Blüten haben, anscheinend aber nicht immer, in gewissen Abständen sterile Blattquirle eingeschaltet. Das Auftreten dieses Typus in so früher Zeit läßt jedenfalls das Erscheinen der Equisetiten im Karbon nicht ohne Vorbereitung, und ein in Blättern und Blüten bis zu gewissem Grade *Asterocalamites* ähnlicher Typus liegt noch im oberen Produktiven Karbon in *Autophyllites* GRAND' EURY vor. Auf Spekulationen, ob der *Asterocalamites*-Typus in der Blüte ebenso wie in den vegetativen Organen — für letztere ist dies ja zweifellos — oder die eigentlichen Calamitenblüten als die primitiveren Typen aufzufassen sind, wollen wir uns hier nicht einlassen. Von den Sphenophyllaceen aus gesehen, erscheint *Asterocalamites* nach den vegetativen Organen und der Blattstellung diesen näherstehend, den Blütenorganen nach steht er ihnen vielleicht ferner als alle anderen Calamariaceen.

## Lycopodiales, Bärlappgewächse

Blätter einfach, lineal bis schuppenförmig, meist spiralig. Sporangien einzeln am Grunde auf der Blattoberseite oder in den Blattachsen. Die Sporangien treten oft oder meist in deutlich abgesonderten Ähren auf. Heute nur krautige Gewächse, im Palaeozoikum meist baumförmige Vertreter.

Man teilt die Lycopodiales gewöhnlich ein nach dem Fehlen oder Vorhandensein eines Blatthäutchens, einer „Ligula“ (Fig. 161b), in *Lycopodiales eligulatae* (ohne Ligula), zu denen u. a. die heutigen Lycopodiaceen gehören, und die *Lyc. ligulatae* (mit Ligula), zu denen die heute lebenden Selaginellaceen und die Isoëtaceen gehören. Die Eligulaten sind außerdem (meist) homospor, die Ligulaten besitzen Makro- und Mikrosporen (heterospor).

Diese Einteilung läßt sich im allgemeinen auch für die fossilen mit vollem Erfolg durchführen, jedoch bleiben hier für die krautigen *Lycopodiales* manche Lücken, da man bei ihnen vielfach Heterosporie oder Homosporie nicht nachweisen konnte, also dann oft im Ungewissen bleibt, ob man Lycopodiaceen oder Selaginellaceen oder Isoëtaceen vor sich hat. Für solche und ähnliche Fälle sind im folgenden Reserven gemacht, sonst aber die Einteilung im obigen Sinne durchgeführt worden. Der Übersichtlichkeit wegen ist zunächst eine kurze Zusammenstellung über die einzelnen Gruppen gegeben.

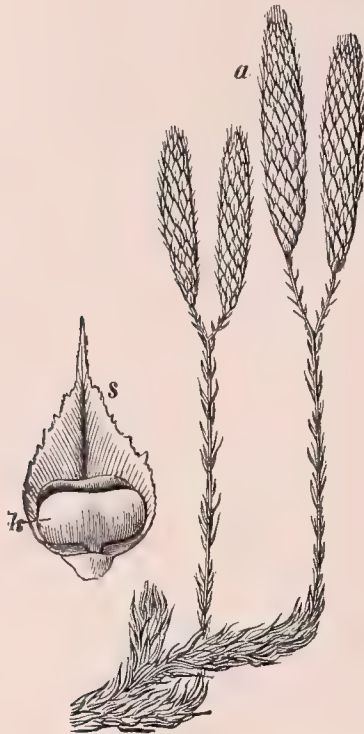


Fig. 159. *Lycopodium clavatum*. a Habitus mit Sporangienähren; s Sporophyll mit Sporangium k. Aus WARMING.

### I. Lycopodiales eligulatae

1. *Lycopodiaceae*. Kräuter. Blätter ohne Ligula, Sporen gleichartig. Bärlappe im eigentlichen Sinne, die Gattung *Lycopodium* mit zahlreichen Arten und außerdem das monotypische *Phylloglossum* der australischen Flora umfassend (Fig. 159, 160 E). Fossil noch immer nicht sicher bekannt.

2. *Cyclostigmataceae*. Bäume oder doch mehr baumartig. Stämme mit kleinen Nerb-



Fig. 160. A, B *Psilotum triquetrum*, sporangientragender Zweig A, mit durchschnittenem Sporangium B. C, D *Tmesipteris tannensis*, D Sporophyll. E, F *Phylloglossum Drummondii*, Habitus (E) und Sporophyll (F). Aus WARMING.

chen wie bei *Bothrodendron*, mit dem die Familie früher vereinigt wurde. Nörbchen in Schrägzeilen, gelegentlich aber in Geradzeilen und dann quirlständig erscheinend. Ligulargrube fehlend. Blüten z. T. nicht in Zapfen, sondern Sporophylle einzeln und locker an dickeren Ästen, anscheinend an deren oberen Enden sitzend, heterospor. *Cyclostigma* und *Pinakodendron*, vielleicht noch andere Formen.

3. *Psilotaceae* (Fig. 160). Sporangien auf dem Stiel der fertilen Schuppenblätter, zwei- (*Tmesipteris*) oder dreifächerig (*Psilotum*). Sporophylle zweispaltig, gelegentlich noch einmal gespalten, dann jeder Lappen mit einem Synangium. Synangium bei *Tmesipteris* etwas geteilt. Kleine australische (*Tmesipteris*) oder tropische Familie, die in neuerer Zeit als Vergleichsmaterial für gewisse fossile Gruppen eine Rolle gespielt hat (S. 156).

## II. Lycopodiales ligulatae

Blätter mit Ligula, Heterosporie vorhanden.

a. *Selaginellinae*. Kräuter. Blüten endständig. Dickenwachstum fehlend.

*Selaginellaceae*. Kleine Kräuter mit in die Länge wachsendem Stamm, monopodial oder dichotom verzweigt; Beblätterung meist vierzeilig, kleine Oberblätter und größere Unterblätter. Sporangien in den Blattachsen; Makrosporangien mit meist vier, Mikrosporangien mit vielen Sporen. Fossil schon im Permokarbon, höchstwahrscheinlich aber auch schon in den oberen Teilen des Prod. Karbon (Fig. 161 a).

b. *Lepidophyta*. Stamm mit Dickenwachstum besonders der Rinde, meist Bäume. Blüten endständig oder stammbürtig (seitenständig). Blätter einfach, langlineal. Stammoberfläche nach dem Abfall der Blätter charakteristisch durch Blattpolster oder Blattnarben usw. skulpturiert. Nur fossil; im Palaeozoikum gemein und tonangebend; die als Nachläufer angesehenen Pleuromeien des Buntsandsteins sollte man nicht ohne weiteres zu den Lepidophyten rechnen, die dann also mit dem Rotliegenden aussterben.

1. *Lepidodendraceae*. Stamm stark, in erster Linie gabelig verzweigt, mit zentralem Leitbündel, seltener mit Mark. Sekundärholz nicht immer vorhanden, aber Rinde stark in die Dicke wachsend. Oberfläche älterer Stämme oder Äste mit spindelförmigen, spiralig gestellten Blattpolstern, die die Blattnarben tragen. Blätter lineal, einfach, einaderig, spiralig. Blüten zapfenförmig, end- oder seltener seitenständig, dann also stammbürtig. Rhizome als *Stigmaria* bekannt.

2. *Ulodendraceae*. Blattpolster fehlend, Blattbasen bzw. Narben dicht gedrängt, spiralig, meist ohne erkennbaren Abdruck von Leitbündel und Parichnos (also nörbchenlos), oft noch mit den lange anhaftenden Blättern besetzt. Verzweigung zweizeilig; von zweizeilig

gestellten schüsselförmigen Narben gingen Zweige aus, die sich kurz nach oder beim Austritt gabelten (die Zweige können auch Zapfen getragen haben). Oft mit *Lepidodendron* verwechselt, auch mit *Sigillaria* in Verbindung gebracht. Karbon.

3. *Bothrodendraceae*. Wie *Lepidodendraceae*, aber Rinde fast glatt, mit kleinen, locker stehenden, makroskopisch kaum sichtbaren Nerbchen besetzt. Erhält sich gern in Form von Abdrücken des Hautgewebes. Blüten zapfenförmig, anscheinend (?) stambürtig. Durch das ganze Karbon. Rhizome wahrscheinlich *Stigmaria*-artig.

4. *Sigillariaceae*. Stamm sehr wenig verzweigt oder einfach. Zentrales Mark vorhanden, Sekundärholz ebenfalls, meist schwach entwickelt,

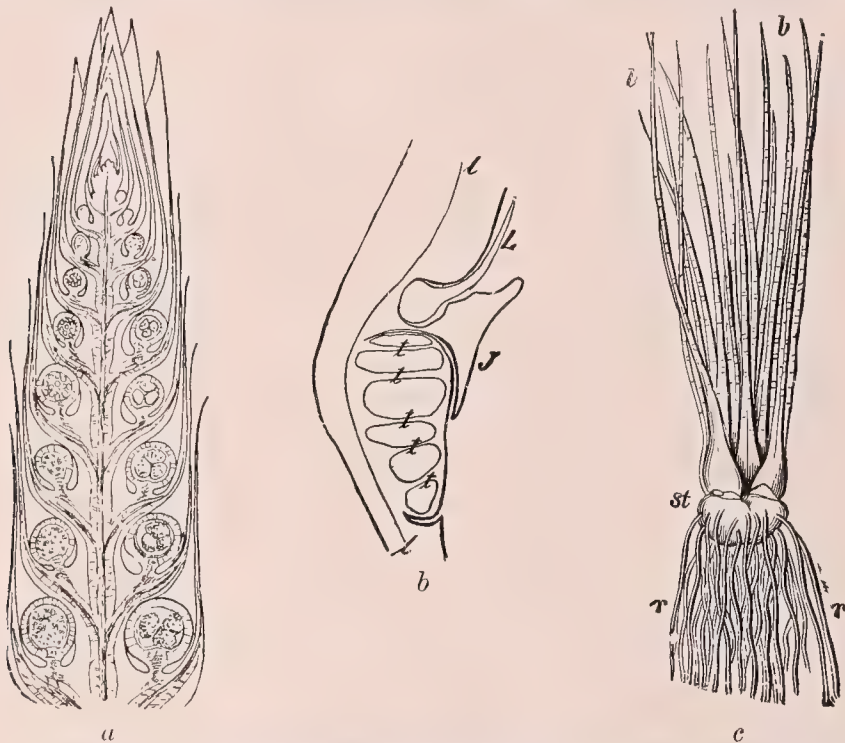


Fig. 161. *a* Blüte von *Selaginella inaequalifolia*, mit Mikrosporangien (links) und Makrosporangien (rechts). *b, c* *Isoetes lacustris*. *c* Habitus (*b* Blätter, *r* Wurzeln, *st* Stamm); *b* Blattgrund, längsdurchschnitten (*l* Leitbündel, *L* Ligula, *t* Querwände oder Trabekeln des Sporangiums).

desto mächtiger die Rinde. Stamm mit spiralig gestellten, oft in Orthostichen angeordneten, alternierenden Blattnarben (nicht Polstern), oft mit Längskannelierung. Blüten zapfenförmig, mit quirlig stehenden Sporophyllen, leicht zerfallend, stambürtig. Rhizome *Stigmaria* und *Stigmariopsis*. Unteres Produktives Karbon bis Rotliegendes. Bäume.

5. Anhang. Gattungen wie *Asolanus*, *Omphalophloios*, *Phialophloios*, *Protolpidodendron*, die in den vorigen Familien nicht unterzubringen sind.

*c. Isoëtineae*. Kräuter mit kurzem (gestauchtem), mit einer Art sekundären Dickenwachstums versehenem Stamm mit zahlreichen, schopf-



artig gestellten Blättern mit Ligula und Sporangien an der Oberseite des Blattes (Fig. 161 *b, c*).

1. *Isoëtaceae*. Fossil noch nicht mit Sicherheit bekannt, für die fossilen Lepidophyten wichtig wegen der verwandtschaftlichen Verhältnisse. *Lycostrobos* gehört vielleicht hierher.

Anhang. *Pleuromeiaceae*. Stamm unverzweigt, etwa bis 1 m hoch, am Gipfel mit einer zapfenartigen Blüte, die vielleicht heterospor war (?). Rhizom *Stigmaria*-ähnlich, kurz vierlappig. Stammoberfläche mit quergestreckten Narben besetzt, die die Rindenskulptur Subsiggillarien ähnlich machen. Beblätterung unbekannt. Oberer Buntsandstein.

## I. Lycopodiales eligulatae

### I. Lycopodiaceae

Sterile, *Lycopodium*-ähnliche Laubzweige sind sowohl aus älteren wie jüngeren Formationen in wenn auch nicht beträchtlicher Zahl unter dem Sammelnamen *Lycopodites* BRONGN. beschrieben worden. Es ist jedoch häufig sehr schwer, die Einreihung solcher Reste in die Familie der Lycopodiaceen näher zu begründen, zumal, worauf u. a. SEWARD hingewiesen hat, unter ganz anderen Pflanzengruppen, wie den Moosen, den Coniferen, ja sogar unter den Dikotylen Formen auftreten, die rein äußerlich, habituell an *Lycopodium*-Arten erinnern können; zwar wird, besonders was coniferoide Stücke betrifft, oft die Konsistenz der Blätter einen Wink geben können, aber oft läßt auch das im Stich. Manche der früher als *Lycopodites* beschriebenen Pflanzen haben sich in ihrer Zugehörigkeit bereits näher ausgewiesen, wie *Lycopodites carbonaceus* FEISTM. als *Bothrodendron*-Beblätterung, andere als zu den Selaginellaceen gehörig, von denen nachher die Rede sein wird. Immerhin ist trotz allem die Existenz der Familie bereits im Palaeozoikum wahrscheinlich, also ähnlich wie für die krautigen *Equisetales*, da eine Anzahl fertiler Exemplare gefunden sind, die mit mehr oder weniger großer Wahrscheinlichkeit hierhergestellt werden können. Bereits im Mitteldevon ist in *Lycopodites hostimensis* POT. und BERNARD ein sporangientragendes Stück bekannt (Flore dévon. 1904, S. 45), bei dem die Sporangien in Einzahl oberhalb der Blattbasis inseriert erscheinen, wie Verf. auch eine neuere Prüfung des Stückes bestätigte. Auch aus dem Unterkarbon ist ähnliches bekannt; besonders ist *Lycopodites Stocki* KIDSTON (Schottland) zu erwähnen, obwohl bei diesem die Insertion der zu Zapfen vereinigten Sporophylle unklar ist, auch die Frage, ob zweierlei Sporen vorhanden, offen ist. Unter Übergang weniger wichtiger Stücke erwähnen wir noch *Lycopodites lanceolatus* BRODIE sp. aus dem Rhät von England, bei dem nach SOLLAS (Quart. Journ. Geol.

Soc. 57, S. 307) das Ansitzen des Sporangiums oberhalb der Blattbasis erwiesen ist. Sporentetraden wurden ebenfalls gefunden. In neuester Zeit hat BERRY (Amer. Journ. Sc. XXX, 1910, S. 275) ein *Lycopodium* aus der oberen Kreide von Süd-Carolina (N.-A.) bekannt gemacht, das nach den Figuren ebenfalls zweifellos ein solches wäre, wenn der Autor nicht im Text die Unmöglichkeit zugäbe, die Anheftungsweise der Sporangien zu beobachten.

## 2. Cyclostigmataceae

Die Familie ist besonders durch die Gattung *Cyclostigma* HAUGHTON vertreten, die im Oberdevon (Kulm und Prod. Karbon) stellenweise nicht

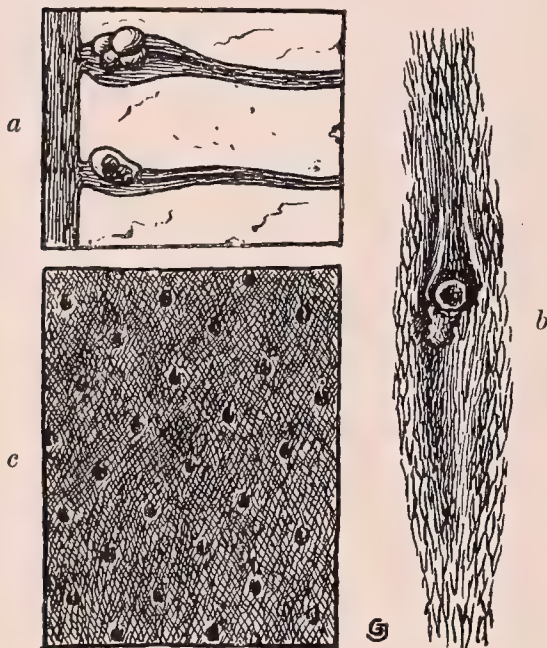


Fig. 162. *Pinakodendron Ohmanni* WEISS.  
a Stammoberfläche, b einzelne Blattnarbe,  
c Sporophylle mit Makrosporangien. Nach  
KIDSTON.

selten ist (*C. kiltorkense* H. sp. in Irland und auf der Bäreninsel, im Harz). Bisher wurden die Cyclostigmen mit *Bothrodendron* in Beziehung gebracht oder gar vereinigt, indes ist man auf Grund neuerer Untersuchungen von CAMBIER und RENIER (Mém. Soc. géol. Belg. 1912, S. 57 ff.) hiervon abgekommen, besonders weil eine Ligulargrube nicht zu beobachten ist und demgemäß die Gruppe aus den ligulaten *Lycopodiales* überhaupt ausscheiden muß. Nach den Mitteilungen von JOHNSON (Sc. Proc. Roy. Dublin Soc. 1913, S. 518) soll der Zapfen heterospor sein.

Mit *Cyclostigma* vereinigt man jetzt auch nach dem Vorgange von RENIER (a. a. O.) die Gattung *Pinakodendron* WEISS (Fig. 162), über die wir KIDSTON die besten Mitteilungen verdanken (Mém. Mus. Hist. nat. Belg. IV, 1911, S. 164). Am wichtigsten ist, daß die fertilen Organe nicht in besonderen Zapfen vereinigt waren, sondern an Stammteilen oder Zweigen von normaler Beschaffenheit auftreten, so daß sich die fertilen Zweige nur durch die Anwesenheit von Sporangien von den sterilen unterscheiden. Es sind bisher nur Makrosporangien bekannt; die Stammskulptur ist sonst *Cyclostigma* ziemlich gleich. Im Habitus und Äußeren schließt sich die Gruppe an die Lepidophyten an, weicht jedoch durch das Fehlen der Ligulargrube gänzlich von ihnen ab. Die Gruppe besitzt als eligulate, aber heterospore Gruppe ein hohes Interesse, insofern die lebenden eligulaten

*Lycopodiales* immer homospor, die ligulaten fossilen und lebenden Formen stets heterospor sind. Die Gruppe ist also gleichzeitig eligulat und wenigstens zum Teil heterospor, und je nachdem man auf das eine oder andere Merkmal mehr Gewicht legt, kann sie bei den Lepidophyten oder hier angeschlossen werden. Wir haben das letztere vorgezogen. Hierher gehört vielleicht auch *Porodendron* ZALESSKY (vgl. Bull. Com. géol. 28, 1909, Nr. 153; NATHORST, Nachtr. palaeoz. Fl. Spitzb. 1914, S. 67) mit skulpturlosen, einfachen, länglichen Närbchen, aus dem Unterkarbon, wozu von NATHORST auch Zapfen gerechnet werden (*Porostrobus*), allerdings nur auf Grund von Zusammenvorkommen. Von *Porodendron* stammen nach ZALESSKY, soviel ich den russischen Text verstehe, die sonst immer mit *Bothrodendron* in Verbindung gebrachten Kutikulen der Papierkohle von Malowka ab. Diese hat besonders ZEILLER (Ann. Soc. nat. VI, 13, 1882, S. 217) näher untersucht; sie zeigen sehr schön erhaltene Epidermisstruktur.

### 3. Psilotaceae

Diese isolierte, heute nur durch zwei Gattungen (*Tmesipteris*, epiphytisch, australisches Florengebiet, 1 Art) und *Psilotum* (4 Arten, tropisch, subtropisch) vertretene kleine Gruppe ist in der Palaeobotanik neuerdings oft als Vergleichsmaterial herangezogen worden, da sie den Stempel einer aussterbenden Sippe auf der Stirn trägt; namentlich Sphenophyllaceen (SCOTT, BOWER, s. S. 156), aber auch andere Reste (*Gomphostrobus* MARION), sind mit ihnen in Beziehung gesetzt worden (Fig. 160). Charakteristisch für sie sind die zweispaltigen Sporophylle, die bei *Tmesipteris* je ein zweifächeriges, bei *Psilotum* ein dreifächeriges Sporangium tragen. Es sind kleine Pflanzen; *Psilotum* ist rutenförmig, mit kleinen schuppenförmigen zerstreuten Blättern bedeckt, zeigt ein gabeliges Rhizom (das gelegentlich mit *Stigmaria* verglichen wurde) mit *Mycorrhiza*. Sie wachsen epi- und saprophytisch.

Schon BRONGNIART (Hist. II, S. 25) führte die kleine Gruppe als Vergleichsmaterial für die fossile Flora an; später haben sich eine Anzahl Pflanzenpalaeontologen damit näher befaßt, besonders C. EG. BERTRAND, der sie als letzte Überbleibsel einer uralten Sippe bezeichnet. SOLMS-LAUBACH wurde zu *Psilotum*-Studien durch die Beschäftigung mit den fossilen Pflanzen angeregt. Trotz allem kennt man jedoch keine Fossilien, die man mit einiger Bestimmtheit zu den Psilotaceen rechnen könnte.

Am häufigsten wird die problematische Gattung *Psilophyton* DAWSON damit in Verbindung gebracht. Es sind verzweigte Achsen, die mehr oder weniger dicht mit schmalen, spitzlichen Blättern oder deren Narben besetzt sind. Die „Gattung“ findet sich namentlich im Devon, namentlich im unteren und mittleren, und charakterisiert

diese Flora recht gut im Gegensatz zu der oberdevonischen, wo schon großblättrige Farne, Pteridospermen u. a. auftreten. DAWSON hat nach Funden im Devon von Nordamerika versucht, die ganze Pflanze zu rekonstruieren, indes ist es zweifelhaft, ob alles, was er dazu rechnet, dazugehört. Die sich bei uns im Unterdevon findenden *Haliserites*-Stücke (s. S. 25), provisorisch auch als Algen angesehen, ähneln gewissen Resten aus dem Old-Red Schottlands und gehören wie diese möglicherweise eher zu Psilophyten<sup>1</sup>). Dies letztere gilt jedenfalls für die im Unterdevon von Belgien und am Rhein gefundenen „*Lepidodendron*“ *burnotense* GILKINET, die weiter nichts als Psilophytenstengel mit Narben, zum Teil mit Blättchen daran, sind. Die Psilophyten hatten eine weite Verbreitung; wir finden sie auch im Mitteldevon Böhmens (POTONIÉ und BERNARD, Flore dévonienne 1904), wo sie von STUR mit Algen verglichen waren, wie auch im Devon von Frankreich und Norwegen (HALLE, Kgl. Vet. Handl. 1916, Nr. 1). Ob die von BERTRAND (Ann. Soc. géol. Nord 42, 1913, S. 157) dazugezogenen *Calymmotheca*-artigen Sporangien hierher gehören, sei dahingestellt; auch DAWSON u. a. hatten schon ähnliche Fruktifikationen darauf bezogen. HALLE läßt die Fruktifikationsfrage offen und führt die betreffenden „Sporangien“ als *Dawsonites* besonders auf. Alles in allem sind die Psilophyten jedenfalls Pteridophyten; ihre nähere Verwandtschaft ist noch ziemlich unklar, da die Vergleichung mit den Psilotaceen ja eigentlich nur auf der vegetativen Ähnlichkeit mit dem *Psilotum*-Stämmchen beruht. Eine Zusammenfassung über das nordamerikanische Psilophyten-Material hat D. WHITE gegeben (Prof. pap. U. S. Geol. Survey, 1905, Nr. 35).

Es sind noch andere Fossilien infolge habitueller Ähnlichkeit mit *Psilotum* verglichen worden und zum Teil als *Psilotites* MÜNSTER aus dem Karbon angegeben worden, von *Tmesipteris* solche aus dem Tertiär. Der Beweis für die Psilotaceennatur ist aber ausstehend (vergl. SEWARD, Foss. plants II, S. 25).

Besonders erwähnt sei hier noch *Gomphostrobus bifidus* GEINITZ sp. (Rotliegend), eine Art Zapfen mit *Walchia*-ähnlichen Blättern und zweispaltigen Sporophyllen mit je einem Sporangium oder Samen an der Oberseite der Basis. Die zweispaltigen Sporophylle hatten POTONIÉ bewogen (s. z. B. 1. Aufl. S. 262), an Psilotaceen zu denken („*Psilotiphyllum*“ *bifidum* GEIN. sp.), während GEINITZ das Stück als *Sigillariostrobus* angesehen hatte. Letzteres ist natürlich indiskutabel, die POTONIÉsche Annahme aber auch kaum richtig; die Beziehungen von *Gomphostrobus* werden von den meisten Autoren auf Coniferenverwandtschaft gedeutet.

<sup>1</sup>) Vgl. *Rhynia* in den Nachträgen.

## II. Lycopodiales ligulatae

### a. Selaginellaceae

Fossile Reste, die man, wenn auch nicht zu der Gattung *Selaginella* selbst, so doch mit Bestimmtheit zu der Familie rechnen muß, sind gerade in neuerer Zeit mehrfach bekannt geworden; sie existierten schon im Karbon und lassen sich von da an durch das Mesozoikum hindurch verfolgen. Man hat bei einigen Heterosporie unzweifelhaft nachgewiesen, bei andern die charakteristische Heterophyllie der Selaginellen.

Aus dem Palaeozoikum sind zu nennen (s. bes. HALLE, Ark. f. Bot. 7, Nr. 5, 1907) „*Lycopodites*“ *Zeilleri* HALLE (Fig. 163 a), bei dem



Fig. 163. *Lycopodites Zeilleri* HALLE ( $\frac{3}{1}$ ). Prod. Karbon, Zwickau. *b, c Selaginellites Suissei* ZEILL. Makrospore ( $b, \frac{43}{1}$ ) und Mikrospore ( $c, \frac{185}{1}$ ). Permokarbon, Frankr. Nach HALLE u. ZEILLER.

noch die Sporenverhältnisse unbekannt sind, der aber wegen der Heterophyllie auch zu *Selaginellites* gehören dürfte; mit diesem Namen werden die Fossilien bezeichnet, bei denen man Heterosporie nachgewiesen hat oder mit Bestimmtheit annehmen muß, wie *Selaginellites Gubbieri* GÖPP. sp. und *S. primaevus* GOLDENBERG, alle aus dem oberen Teil des „Westphalien“. Während aber bei diesen aus der Existenz von Makrosporen diejenige von Mikrosporen nur gefolgert wird, sind auch eine Anzahl von Stücken bekannt, bei denen beiderlei Sporen nachgewiesen sind. Am wichtigsten ist *Selaginellites Suissei* ZEILLER (Blanzuy u. Creuzot, 1906, S. 141); bei diesem ist Heterophyllie und Heterosporie nachgewiesen (Fig. 163 b, c). Die Sporangien saßen in terminalen Ähren; an deren Basis die Makrosporangien, weiter oben die Mikrosporangien. Für eine Selaginellacee enthalten sie sehr zahlreiche Makrosporen, nämlich 16—24,

während die oben genannten deren viel weniger, anscheinend oft 4, also ähnlich wie die rezenten Selaginellen zeigen. Die Sporen wurden durch die Mazerationsmethode gewonnen. Diese hat auch einem sonst sehr unscheinbaren, moosähnlichen Stück des Mesozoikums (Weald) zu einer unerwarteten Bedeutung verholfen, das früher als „*incertae sedis*“ bezeichnet werden mußte. Es gelang später (SEWARD, *New Phytol.* XII, 1913, S. 85), leicht Heterosporie und damit die Zugehörigkeit zu den Selaginellaceen nachzuweisen.

### b. *Lepidophyta*

Diese im Karbon in Massenvegetation auftretenden Gewächse gehören durch ihre Größe neben den Calamiten zu den bemerkenswertesten und tonangebenden Pflanzen des Palaeozoikums. Man kennt ihre einzelnen Teile und Organe (Stämme, Blätter, Blüten) in zahlloser Menge, und sie sind aus den Torfdolomiten und den Pflanzenkieseln von Chemnitz, Autun usw. auch in anatomischer Hinsicht weitgehend bekannt. Die Stammreste kennzeichnen sich äußerlich durch sehr charakteristische Skulpturen, nach denen großenteils die Untergruppen unterschieden worden sind. Die zum Teil geradezu ornamental wirkenden<sup>1)</sup>, sehr regelmäßigen Skulpturen rühren her von den in Schräg- oder Längsreihen angeordneten Blattnarben, die oft noch auf besonderen „Polstern“ stehen; diese wachsen nach dem Abfall der Blätter mit den Stämmen in die Dicke und erlangen dabei eine beträchtliche Größe. Die Mächtigkeit dieser Pflanzen hängt zusammen mit dem sekundären Dickenwachstum der Stämme, eine den heutigen krautigen Angehörigen der verwandten Gruppen (Lycopodiaceen und Selaginellaceen) fast unbekanntes Eigenschaft. Die ganze Gruppe hat bei einem rapiden Aufstieg nur eine beschränkte Lebensdauer gehabt. Abgesehen von wenigen vorkarbonischen Vorläufern im Devon, besonders im Oberdevon<sup>2)</sup>, findet sich die ganz überwiegende Masse im Prod. Karbon, und zwar speziell im mittleren Teil davon, wo *Lepidodendren*, *Sigillarien*, auch *Bothrodendren* u. a. m. in Menge vorkamen, wahrscheinlich in getrennten Beständen. Aber schon im oberen Prod. Karbon flaut die Entwicklung sehr stark zurück, und im Rotliegenden gehören die meisten Gruppen schon zu den größten Seltenheiten. Die einzelnen Familien besaßen übrigens verschiedene Lebensdauer, worüber Näheres an den betreffenden Stellen. Die im Buntsandstein auftretenden *Pleuromeien* sieht man

<sup>1)</sup> Besonders *Sigillaria*, aber auch *Lepidodendron* sind zu Tapetenmustern wie geschaffen und sigillarienartige Tapeten sind etwas Alltägliches, allerdings wohl kaum davon hergenommen.

<sup>2)</sup> Bei Ausscheidung der oberdevonischen *Cyclostigmen* aus den *Lepidophyten* reduziert sich allerdings die Zahl der vorkarbonischen sehr beträchtlich.

häufig als letzte Nachläufer der Lepidophyten an, was jedoch noch mit großer Vorsicht aufzunehmen ist.

Wir betrachten die einzelnen Familien in der oben gegebenen Reihenfolge, die als Rhizome zu mehreren dieser Familien gehörigen Stigmarien dann am Schluß besonders.

### I. Lepidodendraceae

Die Familie umfaßt zwei Gattungen, *Lepidodendron* STERNBG. und *Lepidophloios* STERNBG., die sich namentlich in der äußeren Beschaffenheit der Blattpolster unterscheiden. Der Stamm ist durch die in Schrägzeilen, selten in Vertikalzeilen angeordneten, oft stark vorspringenden Blattpolster charakterisiert (Fig. 165), die rhombisch bis spindelförmig im Umriß sind und im oberen Teil, selten mehr in der Mitte die eigentliche Blattnarbe, die Abfallstelle des Blattes tragen. Die Bäume sind weiter oberhalb reich, mit Vorliebe gabelig verzweigt; die Blätter sind lang-lineal, einadrig, und sitzen nur an den oberen Regionen, in der Baumkrone, noch an den sukzessive dünner werdenden, selten noch an dicken Zweigen an (s. Fig. 173). Die Zapfen waren endständig, z. T. seitenständig (stammbürtig) und oft bis fußgroß. Bei einer Anzahl davon kennt man Heterosporie.

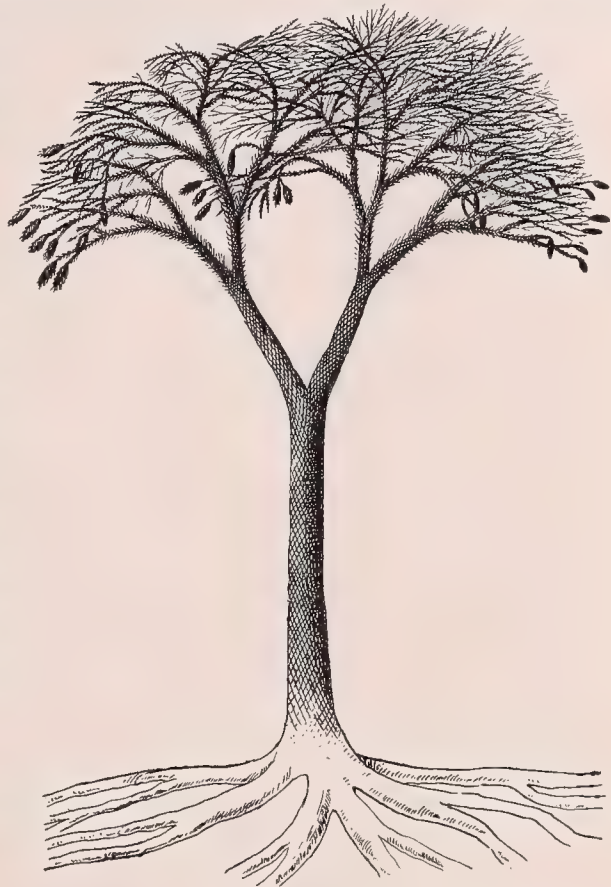


Fig. 164. *Lepidodendron*, Rekonstruktion. Stark verklein. Vergl. auch das Titelbild.

Kulm, durch das ganze Karbon, in den Ottweiler Schichten selten werdend, im Rotliegenden schon fast fehlend. Wir wenden uns zunächst zu der gemeinsten Gattung *Lepidodendron*.

#### *Lepidodendron* STERNBERG

Stämme. a) Äußere Merkmale. Der Name bedeutet „Schuppenbaum“ und ist hergenommen von der Fischeschuppen ähnlichen Skulptur der Stämme, für die dieser Vergleich namentlich bei jüngeren Exemplaren oder Zweigen zutrifft. Die Stammoberfläche ist dicht bedeckt mit in Schrägzeilen, also spiralg angeordneten, oft stark reliefartig

vorspringenden Blattpolstern, die sich meist direkt berühren, manchmal aber durch Bänder voneinander getrennt sind (Fig. 165, 166). Auf den Blattpolstern bemerkt man bei genauerem Zusehen gewisse Skulpturen und Närbchen, die genauer an Hand von Fig. 167 besprochen seien. Die äußere Form der Polster ist gestreckt rhombisch bis lang-spindel-förmig; zwischen den Extremen kommen alle Übergänge vor. Im oberen Teil des Polsters, und meist am weitesten vorspringend, befindet sich die Blattnarbe *n*, von querrhombischer Form; an ihr saß das Blatt ehedem an. Sie zeigt nahe dem Unterrande drei Närbchen, zwei gleiche seitliche etwa punktförmige und eins dazwischen von dreieckiger oder  $\wedge$ -Form. Dicht über der Blattnarbe erblickt man noch ein Närbchen

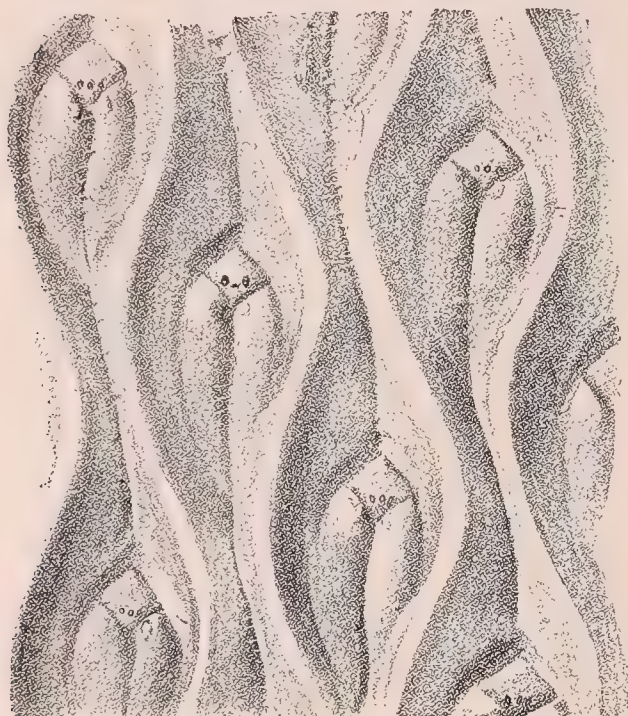


Fig. 165. *Lepidodendron aculeatum* STERNB., Stammoberfläche eines älteren Exemplars (Hohldruck). Karbon, Oberschlesien.

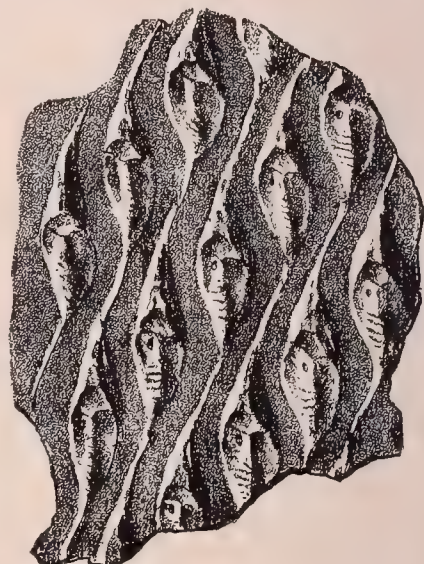


Fig. 166. *Lepidodendron Veltheimi* STERNB., Rindenoberfläche. Kulm von Magdeburg.

von Dreiecksform (*g*). Unterhalb der Blattnarbe ist das Blattpolster in zwei Längshälften geteilt (Wangen), in deren oberen inneren Ecken, unterhalb der beiden Seitennärbchen der Blattnarbe, sich zwei größere Narben befinden (*a*), die bei genügender Größe des Blattpolsters und guter Erhaltung eine eigentümlich körnelige (granulierte) Struktur zeigen.

Das oberste Närbchen *g*, genauer eine kleine Grube, ist die sogenannte Ligulargrube, die Anheftungsstelle der Ligula<sup>1)</sup>, des Blattohäutchens, das für die Frage der Verwandtschaft dieser Lepidophyten

<sup>1)</sup> Das Häutchen ist meist verschwunden an Abdrücken; das Vorhandensein einer Ligula wurde 1892 von SOLMS-LAUBACH und HOVELACQUE fast gleichzeitig nachgewiesen, nachdem schon STUR vorher die „Ligulargrube“ richtig gedeutet hatte.



eine große Rolle spielt, wie ja schon S. 183 gesagt wurde. Durch das Vorhandensein einer Ligula treten ja die Lepidophyten in nähere Verwandtschaft zu den ligulaten *Lycopodiales*, Selaginellaceen und *Isoëtaeae*. Fig. 161c zeigt die auch bei uns zuweilen vorkommende *Isoëtes lacustris* und in Fig. 161b bei *L* die Ligula oberhalb eines Sporangiums, wo sie, wie wir später sehen werden, bei den Blütenorganen der Lepidophyten ebenfalls vorkommt. Von den drei Nörbchen auf der Blattnarbe (*n*) entspricht das mittlere dem Leitbündel des abgefallenen Blattes, das aus dem Stamme austretend in das (abgefallene) Blatt hineinging; die zwei seitlichen rühren von einem „Geleitgewebe“ zarterer Natur her (Parichnos BERTRANDS), das auch im Blatt noch eine Weile das Leitbündel begleitet. Das Gewebe dieser Parichnos-Narben stand, wie zuerst POTONIÉ an *Lepidophloios* nachwies, in Zusammenhang mit demjenigen der beiden Narben unterhalb der Blattnarbe (*a*), das sich als sehr lakunös und interstitienreich<sup>1)</sup> erwies (POTONIÉ, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1893, S. 319, t. 14) und nach seinem Vorgange meist als Öffnungen zur Unterstützung der Atmung des Baumes angesehen wird („Transpirationsöffnungen“). Spätere Untersuchungen von F. E. WEISS haben zu ähnlichen Anschauungen geführt. An der Mediane zwischen den beiden Wangen des Unterteils des Polsters bemerkt man oft, besonders bei größeren Polstern Querrisse, die wohl Reißerscheinungen infolge des Längenwachstums sind (Fig. 165, 166).

Unter *Lepidodendron* schlechthin versteht man meist die Rindenabdrücke der Stämme der Pflanze, und nach besonderen Eigentümlichkeiten dieser und speziell der Polster hat man verschiedene Arten unterschieden, von denen die wichtigsten hier genannt seien. *Lepidodendron Veltheimi* STERNBG., besonders leicht kenntlich an den mehr oder weniger breiten Bändern zwischen den Polstern (Fig. 166), charakteristisches Kulmleitfossil, auch noch im tiefsten Prod. Karbon. Eben dort ist das sehr verschiedene, durch die in Geradzeilen übereinanderstehenden Polster merkwürdige *L. Volkmannianum* STERNBG. zu finden, Fig. 168, viel seltener als das vorige. Im eigentlichen Prod. Karbon sind die *Lepidodendron*-Rinden sehr häufig; am meisten finden sich *L. obovatum* STERNBG. (Fig. 167) und *aculeatum* STERNBG., letzteres mit längergestreckten „geschwänzten“ Polstern (Fig. 165), und hin und wieder

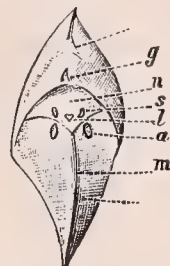


Fig. 167. Einzelnes Blattpolster von *Lepid. obovatum* STB. *g* Ligularnarbe, *n* Blattnarbe mit Leitbündelnörbchen *l* und Seiten- (Parichnos-)Nörbchen *s*. *a* „Transpirationsöffnungen“. *m* Mediane d. Blattpolsters.

<sup>1)</sup> Mit dieser Lakunosität des Gewebes hängt offenbar die granuliert Oberfläche dieser „Transpirationsöffnungen“ zusammen, von der wir oben gesprochen hatten; ähnlich verhalten sich die beiden Nörbchen von *Syringodendron*, d. h. Sigillarien, s. dort.

das mit sehr lang-spindelförmigen Polstern versehene *L. rimosum* STERNBG.; zu diesen treten sowohl im Kulm wie im Karbon eine Anzahl seltenerer Formen, wie *L. Wortheni* LESQU. mit kleineren, querrunzeligen Polstern (namentlich im oberen Teil des mittleren Prod. Karbon); dem *Lepidodendron obovatum* ähnlich ist das seltenere *L. dichotomum* STERNBG. (Transspirationsmale fehlend) u. a. Recht eigenartig ist das bisher nur im oberen Prod. Karbon Chinas gefundene, dort aber sehr verbreitete *L. oculus felis* (ABBADO) ZEILLER (Ann. d. mines, 1901, T. VII, S. 1—6), augenscheinlich eine Lokalform Ostasiens, ebenfalls ohne „Transpirationsmale“. In den Ottweiler Schichten (Stéphanien) sind die *Lepidodendron*-Reste schon recht selten, im Rotliegenden fehlen sie ganz oder fast ganz.

Der häufige Transport, den die fossilen Pflanzen bis zur oder bei der Einbettung erfuhren, hat bei den *Lepidodendron*-Stämmen oft zur Folge gehabt, daß äußere Gewebeteile abgerissen oder zersetzt wurden, während der Rest des verbleibenden Stammteils durch Schlamm- bzw.



Fig. 168. *Lepidodendron Volkmannianum* STBG. 2 einzelne Blattpolster ( $\frac{2}{1}$ ).

Gesteinsmaterial ersetzt wurde<sup>1)</sup>. Dieser zeigt dann natürlich nicht die Außenskulptur der Rindenoberfläche, sondern die Skulptur der betreffenden Innenteile des Stammes, die durch die anatomischen Verhältnisse des Stamminnern bestimmt werden. Das Äußere solcher Steinkerne sieht dann oft ziemlich abweichend von der Stammoberfläche aus. Oft ist auch der Innenteil bei der Einbettung herausgefällt und durch Gestein ersetzt worden und die äußeren Gewebe haften ihm dann noch in Form einer Kohlschicht an, die ihrerseits wohlerhaltene Polsterskulptur zeigen kann. Man hat die häufigsten sich findenden derartigen „Erhaltungszustände“ anfangs für besondere Pflanzen gehalten, und benennt sie auch wohl heute noch der Kürze halber mit den Sondernamen.

<sup>1)</sup> Diese Steinkernbildung mit Skulpturen, die die inneren Strukturverhältnisse wiederspiegeln, besonders der Knorrien, wird offenbar besonders begünstigt durch die Zartheit der Gewebe der Mittelrinde, wovon bei der Anatomie nachher die Rede ist, während die äußeren Rindenpartien wieder resistenter waren, und oft sitzen sie daher in Form von Kohle dem „Innensteinkern“ auf. Ebenso ist es bei Sigillarien.

Fehlt das Hautgewebe, so erblickt man das, was die Autoren mit *Bergeria* bezeichnen, schlecht umgrenzte, erhabene, polsterartige Skulpturen, mit einem Nerbchen etwa in der Mitte, jedenfalls tiefer als dasjenige am eigentlichen Polster; die Lage erklärt sich durch das Abwärtsgehen des Leitbündels im Stamme. Bergerien sind sehr häufig. Ferner ist zu nennen *Aspidiaria*, bei der die Polster-Innenräume mit

Gestein erfüllt und dann von der Rückseite gesehen werden. Wichtiger ist die als *Knorria* bezeichnete Form, bei der die ganze Oberfläche mit aufwärts gerichteten, mehr oder weniger langen Wülsten bedeckt ist, die herrühren von dem Abdruck der in der Stammrinde aufsteigenden Leitbündel (mit Parichnos). Sie finden sich besonders gern an solchen Lagerstätten, wo das Material einen längeren Transport erlitten hat; z. B. im Kulm sind sie in gewissen grobkörnigen Gesteinen fast die Regel.

Man hat diese Erhaltungsformen gelegentlich in Zusammenhang mit Oberflächen-Rindensculpturen gefunden und dadurch ihre wahre Natur erkannt. Es verlohnt sich nicht, hier noch weiter auf sie einzugehen; wir werden ähnliche oder entsprechende bei den anderen Lepidophyten finden. Eine genauere Auseinandersetzung über ihre Entstehung findet sich z. B. in SOLMS-LAUBACH, Einleitung S. 203<sup>1)</sup>.

Fig. 169. *Bergeria*-Steinkern aus dem Kulm von Magdeburg.



Fig. 170. Beblätterter jüngerer *Lepidodendron*-Zweig. Oberschles. Karbon.

Im allgemeinen sind an alten Zweigen oder Stämmen, an denen die Polster genügend groß entwickelt waren, keine Blätter mehr zu finden (Fig. 173); diese sitzen an jüngeren Zweigen an (Fig. 170), größere Blätter

<sup>1)</sup> Einige Autoren scheinen mit der Möglichkeit zu rechnen, daß Formen wie *Bergeria* auch das natürliche Äußere bei allen Stämmen gebildet haben, indem sie im Gegensatz zu unseren Ausführungen S. 200 eine Art Borkebildung annahmen und damit Abwerfung der äußersten Gewebeschichten wie bei unseren Bäumen. Bestimmte Anzeichen für die Berechtigung dieser Annahme bei *Lepidodendron* scheinen mir nicht vorhanden; anders ist es bei *Syringodendron-Sigillaria*.

finden sich oft massenhaft isoliert auf den Karbonschiefern. Gelegentlich findet man aber auch noch an ziemlich dicken *Lepidodendron*-Stammstücken Blätter ansitzend. Durch welche Umstände die Blätter an solchen Stücken noch nicht abgefallen sind, ist unbekannt. Es mag aber wohl am Standort der betreffenden Stücke gelegen haben; bei dichter Stellung werden die Blätter vielleicht nur oben in der Baumkrone gesessen haben; bei freierer, allseitig gut belichteter Stellung auch tiefer herunter haften geblieben sein, ähnlich etwa wie sich jetzt dicht- und freistehende Koniferen verhalten, von denen freistehende fast bis unten hin belaubt erscheinen. Aber natürlich ist dies nur eine Vermutung; tieferen Schatten haben die *Lepidodendren* allein kaum geboten.

Stämme. b) Anatomie<sup>1)</sup>. (Ausführlicheres z. B. in SCOTT, Studies, 2. Aufl.) Man kann bei den *Lepidodendron*-Stämmen, die sich in den Torfdolomiten usw. oft mit Struktur erhalten finden, 4 Zonen unterscheiden: 1. die zentrale Stele, leitende Elemente des Innern umfassend, bei einigen Arten noch mit einem Mark im Zentrum; 2. das Sekundärholz, bei einer Anzahl von „Arten“ indes nicht vorhanden; 3. die Rinde, die man in eine innere und äußere einteilt, und 4. die äußeren subepidermalen und eigentlichen Hautgewebe.

Man teilt die mit Struktur erhaltenen Stämme häufig ein nach dem Besitz oder Fehlen von Sekundärholz, wie z. B. SCOTT, Studies, 2. Aufl., S. 135. Abgesehen davon, daß man öfter, wie bei *Sutcliffia* (S. 141), an ursprünglich ohne Sekundärzuwachs bekannt gewordenen Stämmen später solchen noch gefunden hat, scheint mir eine andere Einteilung nach der Beschaffenheit der Zentralstele vorteilhafter, weil sie zugleich die Markbildungsfrage bei *Lepidodendron* beleuchtet, die hier in ähnlichem Sinne verlaufen zu sein scheint wie bei Osmundaceen (S. 53) und Zygoterideen. Wir haben demnach

1. Formen mit lückenlosem Zentralbündel, meist ältere Typen enthaltend, wie *Lepidodendron pettycurense* KIDSTON (Pettycur, Schottland), *L. rhodumnense* REN., *L. saalfeldense* SOLMS (Saalfeld), alle drei aus dem Culm.

2. Formen mit „gemischtem Mark“ im Zentrum (*L. vasculare* BINNEY sp.)<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Da man die Zugehörigkeit der strukturbietenden Reste zu *Lepidodendron* als bald erkannte, ebenso wie bei *Sigillaria*, so hat man für diese keine besonderen Namen gemacht, wie *Lyginodendron*, *Medullosa*, *Heterangium* usw. bei den *Cycadofilices*. Störend ist nun für den Leser aber oft, daß man nicht weiß, ob man eine Spezies nach Rindensulptur oder nach innerer Struktur benannt, vor sich hat. Bei einigen Arten konnte man strukturbietende Reste mit den Rindensulpturarten identifizieren, wie z. B. bei *Lep. obovatum* und *aculeatum* STERNBERG, *L. Veltheimi*, *Lepidophloios*.

<sup>2)</sup> Von vielen Autoren, wie SCOTT u. a., als *Lepidodendron selaginoïdes* bezeichnet; da wir über die Identität dieser STERNBERG'schen, auf einen Abdruck gegründeten Art mit dem in Rede stehenden *L. vasculare* nichts wissen, so ist die Bezeichnung des

3. Formen mit Mark wie *Lepidodendron Harcourtii* WITHAM und *Lepidodendron brevifolium* WILLIAMSON (Unterkarbon, Burntisland); letzteres gilt allgemein als strukturbietender Repräsentant von *Lepidodendron Veltheimi* STERNBG.

Betrachten wir als Beispiel näher die Stammstruktur von *Lepidodendron vasculare* BINN. sp., so besitzt dieses im Zentrum also

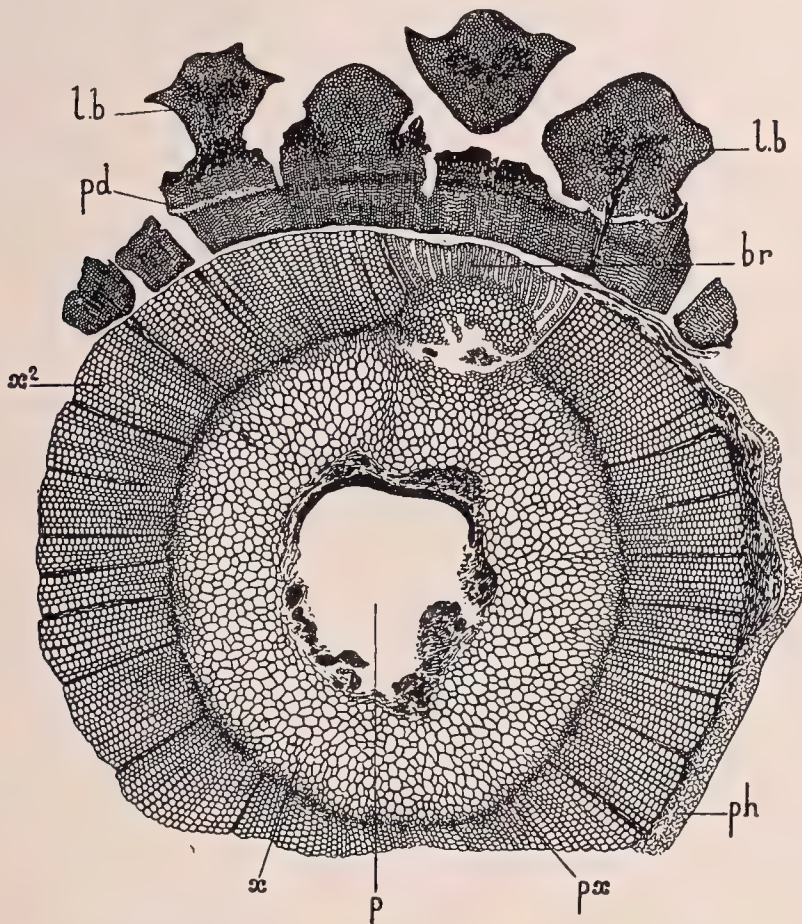


Fig. 171. *Lepidodendron Veltheimi* STBG. (*Lep. brevifolium* WILLIAMS.), Querschnitt eines jüngeren Stammes. *p* Mark (zerstört), *x* Primärholz, *px* Protoxylem, *x*<sup>2</sup> Sekundärholz, *ph* Phloëm, *br* in einem Zweig abgehendes Leitbündel, *pd* Periderm, *lb* Blattbasen der dem Stämmchen anhaftenden Blätter, querdurchschnitten. Die innere Rinde (zwischen Phloëm und Periderm) ist wie fast immer nicht erhalten. Unterkarbon, Burntisland Nach SCOTT.

Tracheiden, die vom Rande nach der Mitte großlumiger werden und in der Mitte mit Parenchym „gemischt“ sind; letztere sind auch viel

letzteren Typus mit *L. selag.* durch CARRUTHERS unbegründet; SEWARD hat daher, um die Konfusion zu beseitigen, richtig wieder den BINNEYSCHEN Namen eingeführt (Foss. plants II, S. 110). Für *Lepidophloios fuliginosus* WILL. sp. müßte auch von Rechts wegen der ältere SOLMSSCHE Name *L. Williamsoni* eingesetzt werden (SOLMS, Einleitung, S. 232), der früher in *L. Harcourtii* von WILLIAMSON mitbegriffen wurde; es ist dies aber bisher nirgends durchgeführt worden.

weniger lang als die randlichen, dem langzelligen Protoxylem nahen Elemente. An dieses schließt sich ein nicht bedeutendes Sekundärholz an, mit Treppentracheiden. Die Leitbündel der Blattspuren sind kollateral und endarch. In der äußeren Rinde stellt sich ein ventral gelegener Strang von „Parichnos“, parenchymatischem Geleitgewebe ein, der sich beim Übertritt in das Blatt in zwei Teile gabelt. Im Sekundärholz finden sich parenchymatische, einreihige, aber mehrstöckige Markstrahlen. Das Gewebe um das Sekundärholz, das Phloëm enthaltend, das nur sehr selten konserviert ist, ist meist zerstört; eine Endodermis ist beobachtet. Die innere Rinde, aus parenchymatischen Zellen bestehend, fehlt ebenfalls an den meisten Exemplaren. Bei älteren Exemplaren ist die äußere Stammrinde sehr mächtig entwickelt durch Sekundärzuwachs, ein phellodermatisches Gewebe darstellend, dessen Bildungsgewebe (Phellogen) an der Außenseite lag. Dieser Teil des Querschnitts hat dickwandige kräftige Zellen und hat offenbar dem Stamm die Hauptfestigkeit verliehen. Die ganze, zugleich als Periderm aufzufassende äußere Rinde weist indessen nirgends Spuren von Borkenbildung auf, sondern die Blattpolster wachsen weiterhin mit in die Dicke<sup>1)</sup>. Die aus dem Protoxylem entspringenden Blattbündel gehen in der Rinde zunächst sehr steil aufwärts, zuletzt mehr wagerecht auf die Blattnarbe zu.

Ein Beispiel eines *Lepidodendron* mit Mark und Sekundärholz bildet *Lepid. brevifolium*, als strukturbietendes *Lepid. Veltheimi* angesehen, aus dem englischen Unterkarbon (Fig. 171). Das Nähere ergibt sich aus der Figurenerklärung. Die mittlere Rinde ist, wie meist wenigstens bei dickeren Exemplaren, zerstört; außen (oben) erblickt man noch die Polster bzw. die Blattbasen mit durchschnitten. Diesem ja auch noch ziemlich jungen Stück saßen also Blätter außen noch an.

---

<sup>1)</sup> Über die Bedeutung und die Struktur des Periderms bei den Lepidophyten im allgemeinen hat KISCH (Ann. Bot. 27, 1913, S. 281 ff.) neuere Untersuchungen angestellt und es als größtenteils phellodermatischer Natur hingestellt, wie schon SOLMS-LAUBACH (Einleitung, S. 227). Die prosenchymatischen Zellen werden z. T. quergefächert und treten zu langen anastomosierenden, radialgelagerten Platten zusammen, deren Extremfall die *Dictyoxylon*-Struktur darstellt. Das Periderm bildet einen zusammenhängenden Zylinder nahe der Peripherie des Stammes und scheint das wichtigste mechanische Gewebe des Stammes gewesen zu sein, das seine Standfestigkeit bedingte. Auch als Speichergewebe scheint es gedient zu haben. Auch KISCH spricht sich dahin aus, daß trotz gelegentlich beobachtetem Auftreten mehrerer Peridermzonen eine eigentliche Kork- und damit Borkenbildung bei den Stämmen nicht stattgefunden hat; man müßte denn gewisse *Bergeria*- (entrindete) Exemplare als das Äußere der Pflanze vor der Einbettung und dem Transport durch das Wasser ansehen, was nach allgemeiner Annahme nicht geschieht. Man beobachtet im Gegenteil ja oft Blattpolster ohne jede Längsrisse dazwischen an oder von offenbar recht alten Stämmen in vollkommener Erhaltung der Details.

Bei *Lepidodendron Harcourtii* (Unterkarbon Northumberland) findet man kein Sekundärholz; es besitzt wie das vorige ein zentrales Mark mit einem Primärholzring herum, der am Rande eine große Anzahl von kleinen Vorsprüngen besitzt, aus Tracheiden bestehend, die das Protoxylem des hier nur zentripetal entwickelten Holzes darstellen; in der Längsrichtung anastomosieren die Protoxylemstreifen miteinander; die Leitbündel treten durch die Maschen in dessen unterem Teil durch. Die innere Rinde ist auch hier parenchymatisch und daher selten erhalten, die äußere besteht aus dickwandigeren Elementen. Die Blattbündel sind hier mesarch.

Bei *Lepidodendron Wunschianum* WILL. sp. (vielleicht zu *Lepidophloios* gehörig) besitzen die Leitbündel Sekundärholz, das sie im Zentrifugalholz des Stammes annehmen; die Blattbündel bleiben jedoch kollateral gebaut.

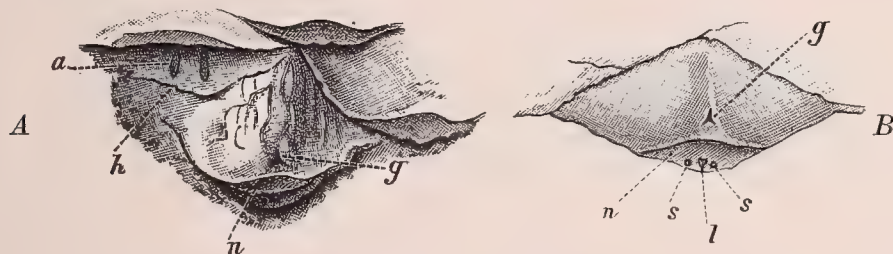


Fig. 172. Blattpolster von *Lepidophloios*. Bei A sind oben die sonst verdeckten „Transpirationsöffnungen“ sichtbar (vgl. *a* in Fig. 167). In beiden Figuren bedeutet: *g* Ligularpunkt, *n* Blattnarbe, *l* Leitbündelnarbe, *s* Parichnosnärbchen. Von einem strukturbietenden Stück aus dem Ruhrkarbon (Z. Vollmond b. Langendreer).

Das *Lepidodendron rhodumnense* RENAULT aus dem Kulm von Esnost (Autun) besitzt ebenfalls Sekundärholz, während das gleichaltrige *Lepid. saalfeldense* nur Primärholz zeigt.

Bei *Lepidodendron obovatum* und *aculeatum* STERNBG. (s. SEWARD, Ann. Bot. 20, 1906, S. 372; ZALESSKY, Etud. paléobot. I, 1911, Suppl. 1912) stimmt die Struktur im Prinzip mit den vorigen überein, besonders aber mit der von *Lepidophloios fuliginosus* WILL. sp., was zugleich ein Zeichen der engen Verwandtschaft von *Lepidodendron* und *Lepidophloios* ist, da in gewisser Beziehung *Lepidophloios fuliginosus* WILL. von der Struktur der vorn genannten Lepidodendren abweicht.

Das Abweichende der Struktur dieser Formen liegt in der eigentümlichen Art des sekundären „Holz“-Zuwachses; das Cambium war ein im Pericykel gelegenes Bildungsgewebe, das meist kein eigentliches Xylem, sondern sekundäres Parenchym abschied, in dem häufig sekundäre Holzelemente eingestreut liegen; diese Tracheiden sind eigentümlich gebogen und geschlängelt. Von einem wirklichen sekundären Holzteil kann man also eigentlich hier nicht sprechen. *Lepidophloios fuliginosus*

(s. Fußnote S. 199), früher von WILLIAMSON unter *L. Harcourtii* mitbegriffen, wurde von SOLMS abgetrennt und später als zu *Lepidophloios* gehörig erkannt; alles zeigt, wie nahe die *Lepidodendren* dem *Lepidophloios* stehen, mit dem also anatomisch zwei Arten besser übereinstimmen als mit sonstigen echten *Lepidodendren*.

Die Verzweigung bei *Lepidodendron* war meist rein gabelig, doch kennt man auch Verzweigungen, bei denen die Gabelung ausgelöscht erscheint; die anatomische Struktur der Zweige ist im Prinzip dieselbe wie die der Stämme.

*Lepidophloios* STERNBERG. Es sind noch einige Worte über diese oben schon mehrfach erwähnte Gattung zu sagen. Das Abweichende von *Lepidodendron* liegt in der Form der Blattpolster und deren Anordnung. Die Polster sind mehr breit als hoch und zeigen im unteren Teil die Blattnarbe mit drei Nerbchen wie bei *Lepidodendron*; der untere Teil des Polsters ist jedoch verdeckt, da das nächst obere darüber hinragt. Auch hier sind aber im unteren Teil des Polsters zwei „Transpirationsöffnungen“ vorhanden, wie schon STUR nachwies und POTONIÉ genauer untersuchte, der ein strukturbietendes Stück zur Verfügung hatte (Fig. 172); an diesem Stück konnte POTONIÉ auch den Zusammenhang zwischen den Transpirationsöffnungen und den beiden seitlichen (Parichnos-) Nerbchen der Blattnarbe darüber nachweisen. Die Ligulargrube zeigt sich über der Blattnarbe sehr deutlich (Fig. 172). Daß die Blattpolster oder Stämme tatsächlich so wie in Fig. 172 aufzustellen sind, ergibt sich aus verschiedenen Umständen, nämlich 1. aus verzweigten Exemplaren, 2. aus Blätter tragenden Stücken (Fig. 173) und 3. aus der Lage der Ligulargrube.

*Lepidophloios* kommt seltener vor als *Lepidodendron*, ist aber doch häufig genug; es kommen Stücke mit großen und kleineren Blattpolstern vor, nur wenigen Arten angehörend. Am häufigsten ist *L. laricinus* STERNBERG; sehr großpolstrige werden als *L. macrolepidotus* GOLDENBERG bezeichnet. Die Gattung findet sich vom Kulm durchs ganze Prod. Karbon wie *Lepidodendron*, kaum noch im Rotliegenden.

Zu *Lepidophloios* gehören die eigentümlichen *Halonia*-Zweige; allerdings wird man möglicherweise auch noch für andere Lepidophyten Halonien finden können, bisher sind sie nur bei *Lepidophloios* bekannt. Es sind, wie Fig. 174 zeigt, dünnere Stammstücke, also offenbar Zweige, die mit einer Anzahl meist spiralig gestellter Knoten besetzt sind, an denen Sprosse oder, wie man meist geneigt ist anzunehmen, Zapfen ansaßen. Die Skulptur der Oberfläche ist bei *Halonia* LINDL. u. HUTT. meist sehr schlecht erhalten; bei besserer Erhaltung zeigte sich bisher immer die *Lepidophloios*-Natur.



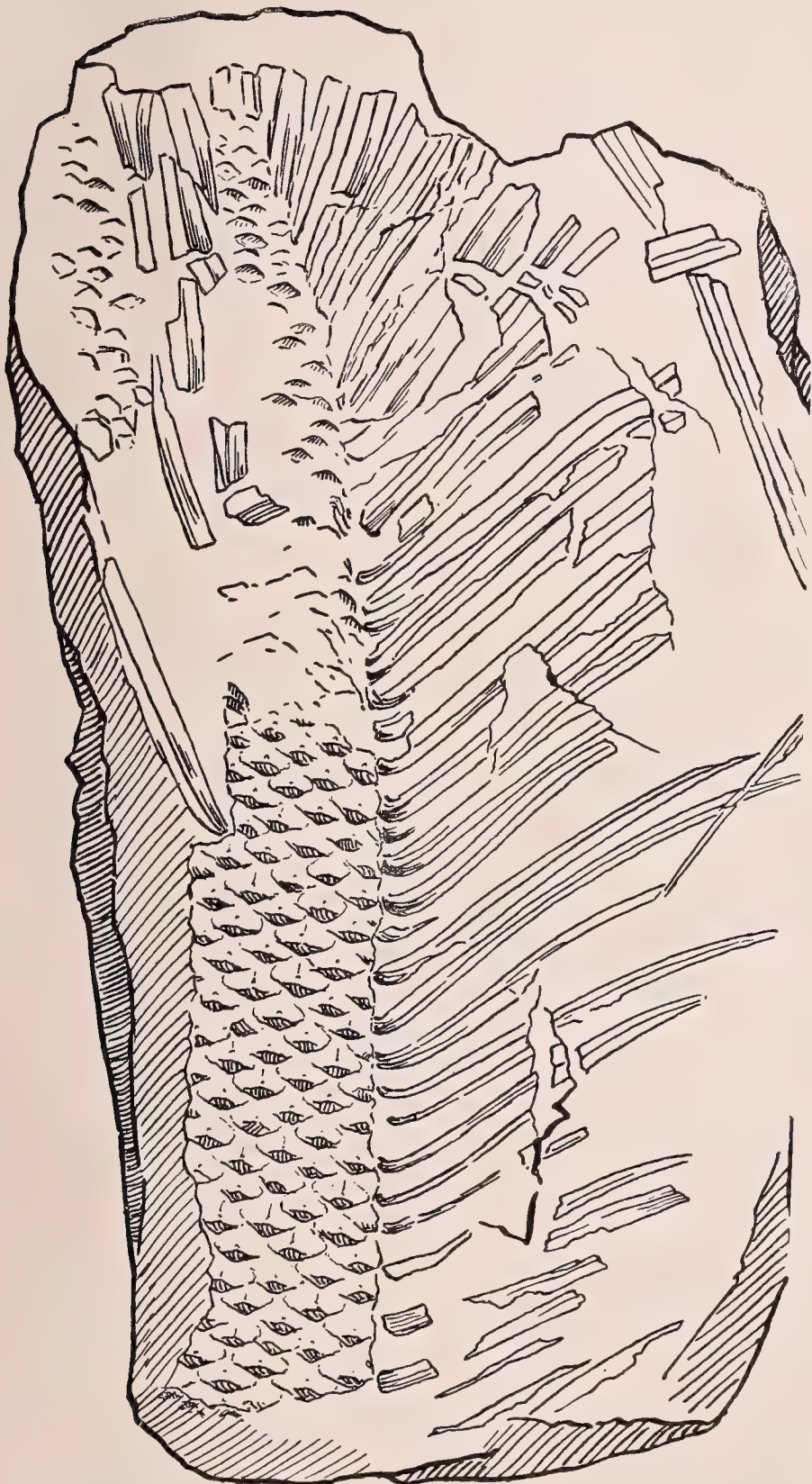


Fig. 173. *Lepidophloios laricinus* STBG., älteres Stück mit ansitzenden Blättern. An den Blattpolstern ist die Blattnarbe dunkel schraffiert, dicht darüber die Ligulargrube als Punkt. Karbon Niederschlesiens.

*Halonia* ist auch in strukturbietenden Stücken bekannt; schon BINNEY hat z. B. solche beschrieben (Observ. struct. foss. plants III, 1872, S. 82), später WILLIAMSON u. a. (Organisat., II, 1871; XI, 1882); sie zeigen die Struktur von *Lepidophloios*. 1903 machte F. E. WEISS eine *Halonia* mit zweireihigen Wülsten bekannt, also nach Art von *Ulodendron*, indes liegt nach KIDSTON die Möglichkeit vor, daß es sich um einen *Ulodendron*-Zweig handelt (Trans. Roy. Soc. Edinb. 41, III, 1905, S. 535).

Über *Ulodendron* und ulodendroide Zweige und Stämme s. unter Ulodendraceen.

Beblätterung von *Lepidodendron*. Über diese war schon vorne (S. 193) etwas gesagt worden. Die beblätterten jüngeren Zweige sehen einigen Lycopodien öfters recht ähnlich und sind auch wohl mit dem Namen *Lycopodites* bezeichnet worden (S. 187). Wenn die Polsterform

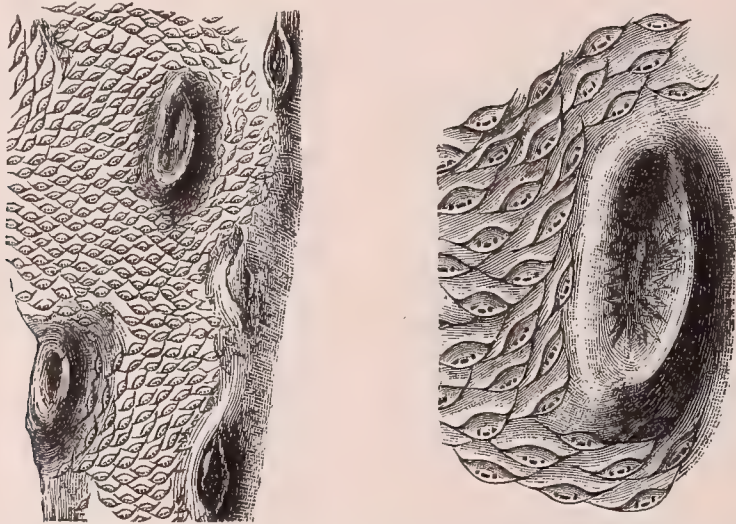


Fig. 174. *Halonia tortuosa* L. u. H., auf der Oberfläche mit *Lepidophloios*-Skulptur.

nicht einigermaßen erhalten ist, ist es schwierig, solche beblätterten Sprosse einer bestimmten *Lepidodendron*-Art zuzuweisen; bei *L. Veltheimi* waren die Blätter ziemlich kurz, auch an dickeren Zweigen. Im ausgewachsenen Zustande sind die Blätter der Lepidodendraceen meist abgefallen, sitzen manchmal aber noch an ziemlich dicken Ästen an (Fig. 173); oft bedecken sie in Masse die Gesteinsschichten. Es sind lang-lineale, mit einer breiten Mittelader versehene Blätter, denen anderer Lepidophyten zum Teil sehr ähnlich. Als *Lepidophyllum* bezeichnet man meist nur gewisse Sporophylle, wovon später die Rede sein wird, während man für solche langen Lepidophytenblätter keinen besonderen Namen anzuwenden pflegt.

In anatomischer Hinsicht stimmen die Lepidodendraceen-Blätter mit den Sigillarien-Blättern weitgehend überein. Im Querschnitt sind sie rhombisch (vgl. *lb* in Fig. 171), mit einem Kiel an der Unterseite,

der nach dem Gipfel des Blattes zu verschwindet, oben zuweilen mit einer Einsenkung. Die Stomata liegen auf der Unterseite in besonderen Rillen versenkt, die ebenfalls nach dem Blattgipfel zu verschwinden. Es ist ein zentrales Leitbündel vorhanden, das von einem Transfusionsgewebe umgeben ist, aus kurzen, tracheïdalen Elementen bestehend; der übrige Teil des Querschnitts setzt sich aus einem parenchymatischen, schwammigen Gewebe und den Epidermiszellen zusammen; Palisadenzellen sind noch nicht beobachtet. Das Parichnos, das sich kurz vor Eintritt in die Blattnarbe in zwei seitliche Arme teilt, den zwei Parichnos-Narben auf der Blattnarbe entsprechend, tritt auch noch eine Strecke in das Blatt „Mesophyll“ über und verschwindet dann.

Fruktifikationsorgane (Zapfen). *Lepidostrobus*. Die sporentragenden Teile der Lepidodendraceen hatten Zapfenform. Die Zapfen bestehen aus einer zentralen Achse mit lepidodendroider Skulptur, an der die zahlreichen Sporophylle ansaßen. Die Zapfen sind von verschiedener Form, manche gedrungen eiförmig bis lang eiförmig, meist aber sind sie lang-walzlich, z. T. von beträchtlicher Größe und bis über 1 Fuß lang. Die Sporophylle, isoliert unter dem Namen *Lepidophyllum* bekannt (Fig. 175 B, C und 176), gingen zunächst wagerecht von der zentralen Achse ab, mit dem großen Sporangium an der Oberseite, das auch am Grunde des *Lepidophyllum* sichtbar ist (bei B); wie Fig. 175 C zeigt, war die Spreite des *Le-*

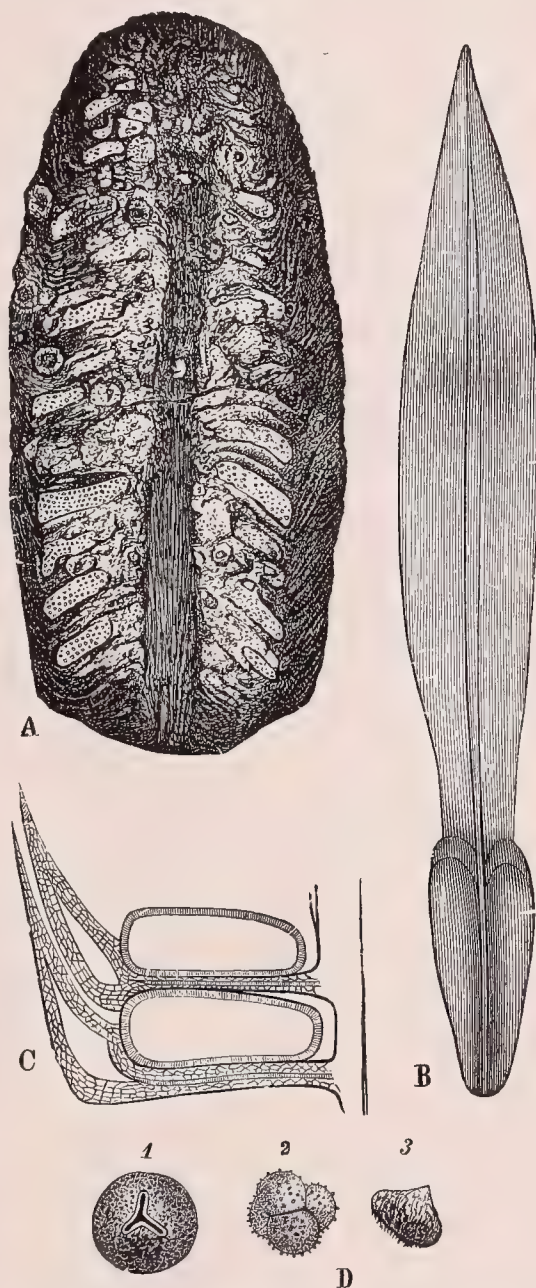


Fig. 175. A *Lepidostrobus*, Längsschliff, unten mit Makro-, oben mit Mikrosporen. B *Lepidophyllum majus* BRONGN., Lamina mit Sporangium unten. C Längsschliff durch 2 Sporophylle mit je 1 Sporangium (Ligula nicht sichtbar). D 1 Makrospore von A in  $\frac{40}{1}$ , 2, 3 Mikrosporen davon in  $\frac{120}{1}$ . A, D nach SCHIMPER, B, C nach HOOKER.

*pidophyllum* hinter dem Sporangium aufwärts gerichtet, und die Oberfläche eines *Lepidostrobus* zeigt sich gebildet von den sich dachziegelig deckenden Sporophyllenspreiten, von denen je meist nur der Gipfelteil sichtbar ist. Zum Teil sind die Zapfen offenbar nach Art der *Abies*-Zapfen zerfallen, und man findet deswegen die als *Lepidophyllum lanceolatum* BRONGN. bezeichneten Sporophylle so oft isoliert wie in Fig. 175 B. Hinter dem Sporangium (auf der Mediane) hat schon SOLMS (Einleitung, S. 241) Spuren einer Ligula nachgewiesen (in den Figuren nicht sichtbar), und MASLEN (Trans. Linn. Soc. V, 1899, 537) hat an strukturbietendem Material deren Vorhandensein bestätigt, die bei *Lepidophyllum* mehr oder weniger frei, aber auch versenkt vorkommt. Bei dem als *Spencerites* bezeichneten, auch sonst abweichenden Typus fehlt die Ligula. Die Zapfen sind meist heterospor mit Makro- und Mikrosporen am selben Zapfen, erstere meist die basalen, letztere



Fig. 176. *Lepidophyllum Waldenburgense* POT. Eine andere Form von Sporophyllen von *Lepidostrobus* in Längsansicht und Aufsicht (unten links). Unt. Prod. Karb. Niederschles.

die oberen Sporangien erfüllend. Das Sporangium sitzt meist der ganzen Länge nach an dem Blatte fest, dagegen bei *Spencerites* nur mit einem kleinen Teil.

Betrachten wir noch den bekanntesten strukturzeigenden *Lepidostrobus*, *L. oldhamius* WILL., etwas näher, der vielleicht dem in Form von Abdrücken bekannten *L. variabilis* GEIN. entspricht. Die Achse zeigt eine Zentralstele

mit Mark, ein Xylem ohne Sekundärzuwachs. Die Rinde ist wie gewöhnlich bei jungen *Lepidodendron*-Zweigen. Dieser Typus ist bisher nur mit einerlei (Mikro-) Sporen bekannt.

Interessant ist die Struktur von *Lepidostrobus Veltheimi* (zu *Lepidodendron Veltheimi* gehörig), der als typischer Vertreter heterosporer Zapfen gelten kann. Strukturbietende Stücke sind im unteren Karbon von Schottland häufiger gefunden worden. Die Megasporen sind groß (0,8 mm), die Mikrosporen nur 0,02 mm. Erstere zeigen eigentümliche „Tentakeln“ als Epidermisanhänge, vielleicht zum besseren Auffangen der Mikrosporen, die meist in Tetraden vorkommen. Die Sporen von Lepidophyten zeigen überhaupt sehr häufig stark trichomatöse Oberflächen, wofür REINSCH genügend Beispiele bekannt gemacht hat. Isolierte Makrosporen, auch von Sigillarien, finden sich häufiger, und sind unter dem Namen *Sporites* oder *Triletes* REINSCH beschrieben worden (s. BENNIE u. KIDSTON, Proc. R. phys. Soc. Ed. IX, S. 82).

Einige sehr interessante Lepidostroben sind von ZEILLER näher behandelt worden (Mém. Ac. Sci. Paris, 52, 1911). *L. Brownii* SCHIMPER hat nicht wie die oben genannten Lepidostroben eine verlängerte Spreite an den Sporophyllen, sondern diese verdicken sich am Gipfel zu einem 6-seitigen Schild, das bei einer Art (*L. Delagei* ZEILL.) genabelt ist. *L. Brownii* ist heterospor und stammt aus dem Unterkarbon Südfrankreichs. Die Zellen des 6-seitigen Schildes zeigen warzige Verdickungen, übergehend zu spiraligen, eine höchst merkwürdige Struktur. Eine Ligula hat Z. ebenfalls beobachtet.

Recht eigenartig ist auch der schon als *Spencerites* erwähnte Typus. Wir fügen hier noch hinzu, daß der Zapfen homospor war und die Sporen eine eigentümliche Flügelung aufweisen, die sich in Form eines häutigen Anhängsels um die Spore herumzieht und wohl der besseren Windverbreitung gedient hat. Solche Sporen finden sich massenhaft in der unterkarbonen russischen Braunkohle<sup>1)</sup>, wo ich auch Sporen wie bei *L. Veltheimi* beobachtet habe.

## 2. Ulodendraceae

*Ulodendron* LINDL. u. HUTTON (Fig. 177 c). Betreffs der Gattung *Ulodendron* besteht leider bei den Autoren noch keine Einigkeit. Einige, wie POTONIÉ, SEWARD, behandeln *Ulodendron* nicht als Gattung, sondern nur, um Lepidophytenstammteile oder -Zweige zu bezeichnen, die durch zweireihig gestellte, schüsselförmige Narben charakterisiert sind; bei *Halonia* hat man es im Gegensatz hierzu mit spiralig gestellten Wülsten, also Erhabenheiten zu tun. Es scheint mir aber nach allem das Richtige, ZEILLER zu folgen, der *Ulodendron* als Gattung nimmt, die keineswegs bloß durch die zweireihigen Schüsselnarben ausgezeichnet ist, und in Fällen, wo derartige Narben in gleicher Verteilung auch bei andern Lepidophyten auftreten, etwa von ulodendroiden Zweigen zu sprechen. Solche kommen vor bei *Bothrodendron* (s. dort) und bei *Lepidodendron Veltheimi*, bei letzterem z. B. schon von KIDSTON (Ann. und Mag. Nat. Hist. XVI, 1885, T. III, 1) angegeben. Diese ulodendroiden Zweige haben aber mit *Ulodendron* s. str. nichts weiter zu tun, das als eine besondere Form aufzufassen ist (vergl. ZEILLER, Elém. Paléobot. 1900, S. 187; BERTRAND, Ann. Soc. géol. Nord 1911, S. 325). Diese rechnen

<sup>1)</sup> Man kann vielleicht wegen des Fehlens der Ligula bei *Spencerites* und der mit den *Spencerites*-Sporen übereinstimmenden Form vieler Sporen in der *Porodendron*-Hautkohle (siehe hinten) daran denken, daß *Porodendron*, das ja auch ohne Ligula ist, einen Zapfen vom *Spencerites*-Typus besaß; nähere Untersuchungen sind hier nötig, und vielleicht können die Porostroben, die NATHORST kürzlich als zu *Porodendron* gehörig angesehen hat, Aufklärung liefern (Nachtr. pal. Fl. Spitzbergens, 1914, S. 70). Die Sporen zeigen ganz *Spencerites*-Typus.

sie zu den *Lepidodendraceen*, es scheint mir jedoch, daß man *Ulodendron* eine noch selbständigere Stellung geben muß, und es wie *Bothrodendron* als Repräsentanten einer besonderen Familie auffassen muß. Die innere Struktur ist nach WILLIAMSON (*Organisation*, II, Fig. 24—26) die eines *Lepidodendron*, was ja aber von *Bothrodendron* auch gilt, dagegen ist die Narbenstruktur von den meisten *Lepidophyten* abweichend, nähert sich sogar durch das Fehlen einer *Ligula* mehr den *Cyclostigmen*. Die Oberfläche ist dicht mit rhombischen, spiralig stehenden Blattnarben bedeckt; die Blätter saßen an der Narbe der ganzen Ausdehnung nach an; man sieht aber nur ein Nähnchen, dem Leitbündel entsprechend, aber weder *Parichnos*- noch *Ligula*-Nähnchen. Die meisten Stämme zeigen dann noch die zweizeiligen, z. T. dicht über-

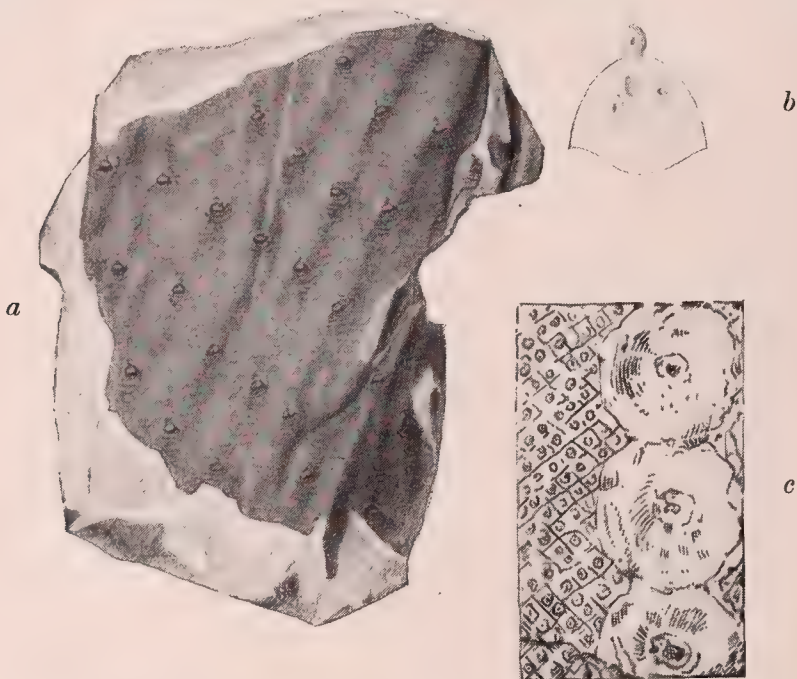


Fig. 177. *a* *Bothrodendron minutifolium* L. u. H. *b* Nähnchen davon. Vergr.  
Nach WEISS. *c* *Ulodendron minus* L. u. H. Aus dem Karbon.

einander stehenden, z. T. mehr entfernten, großen, schüsselförmigen Narben, an die man bei *Ulodendron* zuerst zu denken gewöhnt ist.

Die schüsselförmigen großen Narben sieht man meist als Ansatzstellen von sitzenden Zapfen an, indes kann man nach Analogie von *Bothrodendron* (s. dort) auch an vegetative Zweige denken. Ein neuerer Fund von P. BERTRAND (l. c.) hat ein eigenartiges *Ulodendron* bekannt gemacht. Gewöhnlich sieht man an den schüsselförmigen Narben einen mehr oder weniger exzentrisch (nach unten) gelegenen „Nabel“, während die Narbe sonst mit radialer Streifung und punktförmigen Warzen bedeckt ist, Leitbündeldurchtritten entsprechend. Das genannte Stück zeigt aber zwei „Nabel“ kurz nebeneinander und weist auf eine Gabelung des abgefallenen Zweiges kurz nach oder beim Austritt ins Freie hin.

Dasselbe hatte RENIER bei einem ulodendroiden Zweig von *Bothrodendron* beschrieben, der sich als gewöhnlicher vegetativer Sproß erwies (Mém. Soc. géol. Belgique II, 1910, S. 37); jedoch zeigt bei diesem Stück die Schüssel nur einen Nabel, während der ansitzende Zweig sofortige Gabelung nach dem Austritt zeigt. Es scheint diese Gabelung also bei ulodendroiden Zweigen allgemeiner der Fall gewesen zu sein, und man wird an die Verzweigungsart der Zygopterideen erinnert; wir hatten schon S. 116 hierauf hingewiesen.

Die echten *Ulodendren* sind auch mit Sigillarien in Verbindung gebracht worden, und KIDSTON rechnet sie zu den clathrarischen Sigillarien („*Sigillaria*“ *discophora* KÖNIG sp.) und gibt noch 1911 (Mém. Mus. Roy. Hist. nat. Belgique, IV, 182) eine darauf fußende Rekonstruktion einer clathrarischen *Sigillaria*. Eine Zugehörigkeit zu *Sigillaria* dürfte aber außer aus den oben genannten Gründen schon deshalb nicht in Frage kommen, weil die innere Struktur von *Ulodendron* (WILLIAMSON, Organis. II, Fig. 24—26) lepidendroid ist.

In neuerer Zeit hat sich eine Diskussion erhoben, wie die Anheftung der von den *Ulodendron*-Narben ausgehenden Zweige gewesen sei. RENIER (a. a. O.) hielt sie nur für am „Nabel“ selber befestigt, sonst zwar angedrückt, aber frei ansitzend. WATSON (Ann. Bot. 28, 1914, S. 482) hält dagegen dafür, daß die Zweigbasis ganz mit der Narbe verwachsen war und später der Zweig durch ein besonderes Abtrennungsgewebe abgeworfen wurde. Die WATSONSchen Darlegungen sind durchaus überzeugend.

### 3. Bothrodendraceae

*Bothrodendron* L. u. HUTT. a) Äußeres. Bäume mit gabeliger Verzweigung, im Habitus etwa wie *Lepidodendron*, aber mit weniger langen Blättern. Rindenoberfläche glatt, nur bei Vergrößerung Längs- oder Querrunzeln bemerkbar. Blattnärbchen sehr klein, nur an jüngeren Zweigen genähert, an älteren Ästen oder Stämmen entfernt, in Quincuncialstellung stehend. Auf den Narben sind wie bei *Lepidodendron* und *Sigillaria* drei Närbchen sichtbar, von analoger Bedeutung wie bei diesen, darüber das Ligularnärbchen (Fig. 177 *ab*). Gewisse dickere Äste sind mit „ulodendroiden“, schüsselförmigen Narben, versehen, über die schon S. 207 das Nähere im Zusammenhang mit *Ulodendron* gesagt ist. Früher glaubte man, daß Zapfen in diesen Schüsseln gesessen hätten; indes sind wir durch RENIER eines Besseren belehrt worden. Es mögen allerdings an den Gabelzweigen, die von Schüsseln ausgingen, noch Zapfen angesessen haben; es war schon oben davon die Rede.

Die Gattung wurde von WEISS zu den Sigillariaceen, und zwar zur Subsigillariengruppe gerechnet (WEISS-STERZEL, Abh. G. L. A. N. F. 2, 1893, S. 43), was sich indes nicht als haltbar herausgestellt

hat. Insbesondere spricht hiergegen die Stammanatomie, die sich ausgesprochen an *Lepidodendron* anschließt, was sich schon in der Neigung der Bothrodendren ausspricht, *Knorria*-artige Erhaltung zu liefern (*Knorria acicularis* GÖPPERT). Auch der Verzweigung und Beblätterung nach stehen die Bothrodendren den Lepidodendraceen nahe und entfernen sich von den Sigillarien. Eine weitere Vermengung haben sie mit den Cyclostigmen (S. 188) erfahren, die wir ebenfalls in einer besonderen Familie behandelt haben, und auch heute noch werden *Cyclostigma*, *Bothrodendron*, *Porodendron* und ähnliche oft durcheinander geworfen. Es sind nach der Rindenskulptur im Karbon nur zwei gute Arten bekannt, *B. minutifolium* BOULAY sp. und *B. punctatum* L. u. H.; von letzterem stammen die „ulodendroiden Äste“. Die anatomischen Verhältnisse des Stammes werden durch WILLIAMSONS *Lepidodendron mundum* repräsentiert, das später durch glückliche Funde von LOMAX als zu *Bothrodendron* gehörig erkannt wurde. In den dickeren Stämmen erkennt man im Zentrum ein Mark, darum zentripetales Holz mit Protoxylem; in den dünneren Zweigen zeigt sich eine solide Stele. Über Sekundärzuwachs sind die Verhältnisse noch nicht geklärt; in den Stämmen kennt man keinen, merkwürdigerweise aber in der Achse der hierher gerechneten Zapfen<sup>1)</sup>.

Beblätterte Zweige waren unter dem Namen *Lycopodites carbonaceus* FEISTM. angegeben worden, später wurde ihre Zugehörigkeit zu *Bothrodendron* erkannt. An derartigen Zweigen ansitzende Zapfen wurden dadurch als *Bothrostrobos* erkannt, sie waren ursprünglich als Lepidostroben angegeben worden (*B. Olyri* ZEILLER sp.) und zeichnen sich durch Schmalheit in Anbetracht der Länge, demgemäß ziemlich kurze Sporophylle aus. Später sind dann Bothrostroben mit Struktur beschrieben worden (WATSON, Mem. Manch. Lit. Phil. Soc. 1908); die Annahme der Zugehörigkeit zu *Bothrodendron* stützt sich dabei auf die Übereinstimmung der Achsenstruktur mit *B. mundum* WILL. sp. Der Zapfen weicht von *Lepidostrobus* ziemlich ab; er ist heterospor, mit Makrosporen in den basalen Sporangien. Die Sporophylle zeigen eine aufwärts gebogene freie Lamina wie *Lepidostrobus*, das Sporangium ist aber nur mit einer Art kleinem Stiel an dem Sporophyll befestigt und zeigt eine dicke freie Ligula hinter dem Sporangium. Die Struktur ist also mehr ähnlich *Spencerites*, der aber der Ligula entbehrt. Mit *Bothrostrobos* ist auch ein anderer Typ von WATSON (l. c. 1909, S. 379) verwandt, bei dem die Sporangien am distalen Ende der Sporophyllbasis befestigt sind und die Ligula versenkt ist (*Mesostrobus* WATSON).

Bothrodendren kommen vom Kulm durchs ganze Karbon nicht selten vor; im Rotliegenden scheinen sie schon zu fehlen.

<sup>1)</sup> Ein ebenfalls hierher gerechnetes *Stigmaria*-ähnliches „Rhizom“ zeigte starkes sekundäres Holz wie *Stigmaria* überhaupt (WEISS, Ann. Bot. 22, 1908).



#### 4. Sigillariaceae (Sigillaria), Siegelbäume

Bäume von beträchtlicher Höhe und Dicke wie *Lepidodendron*, aber mit geringer oder gar keiner Verzweigung, die sich bei einigen Formen als einfache Gabelung, offenbar am Stammgipfel zeigt. Die Gabelung ist am häufigsten noch bei der *Favularia*-Gruppe (Fig. 178), auch bei den Subsigillarien, am seltensten bei den Rhytidolepen. Die Stämme,

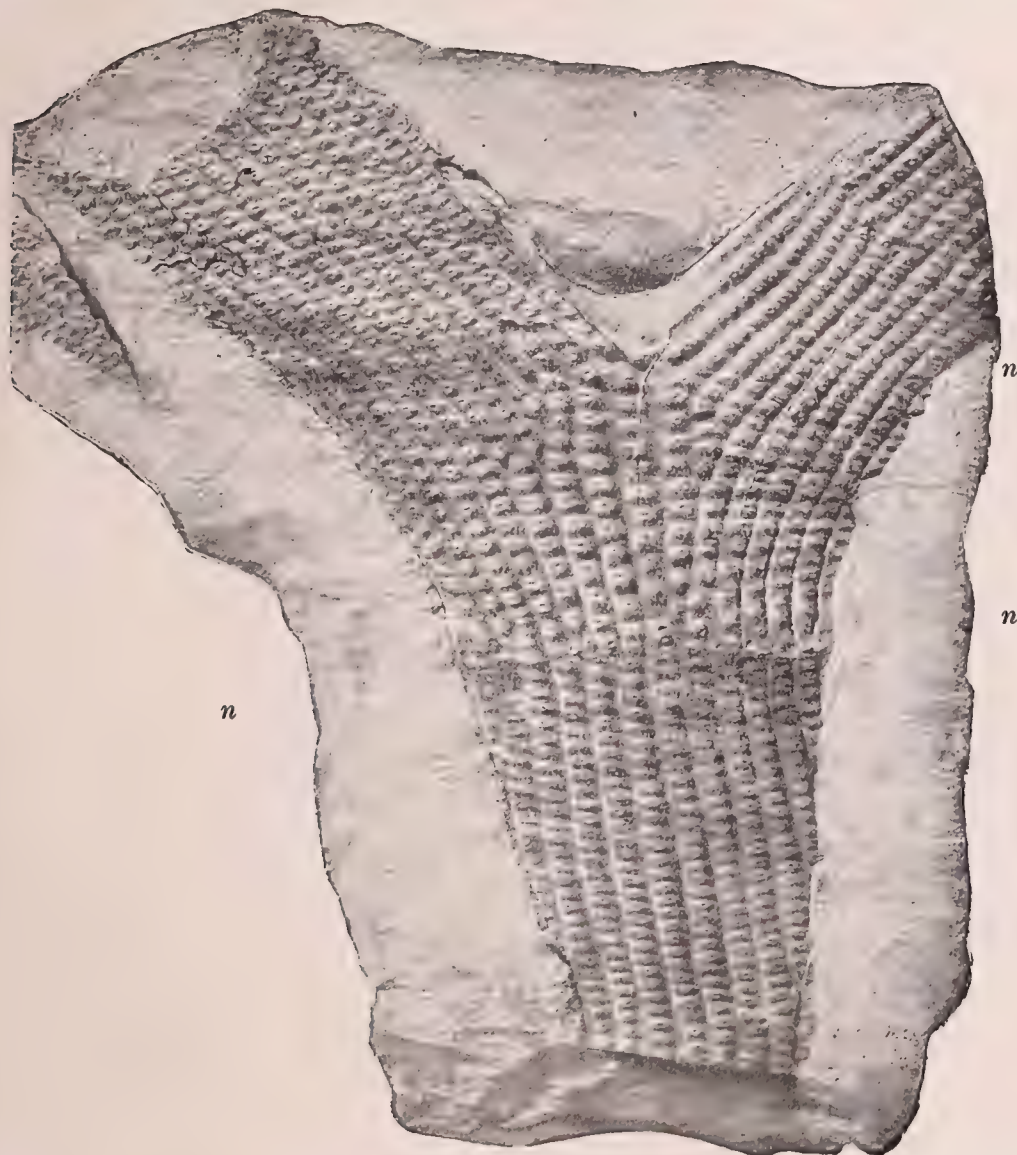


Fig. 178. Favularische Sigillarie (*S. elegans* BRONGN.) mit Gabelung. Bei *n—n* Blütennarben-Region; auch „Wechselzonen“ sind sichtbar. Ruhrkarbon.

von der Basis zum Gipfel meist sehr allmählich sich verjüngend, aber an der Basis selbst manchmal auffällig verdickt (Fig. 179), zeigen wie *Lepidodendron* sehr auffällige Außenskulpturen. Blattpolster fehlen; die Blattnarben, von Gestalt sechsseitig bis verlängert eiförmig, sitzen vielmehr direkt der Rinde auf. Sie haben drei Nerbchen wie bei *Lepidodendron* und *Bothrodendron*, unmittelbar über der Narbe die Ligulargrube (Fig. 180). Außerdem zeigen sich noch bei gewissen Formen,

über der Narbe halbmondartige Bögen und büschelförmige Verzierungen, darunter Querrunzeln. Die Narben stehen getrennt oder dicht gedrängt, in letzterem Fall oft typisch sechseckig, eine bienenwabenähnliche Stamm-

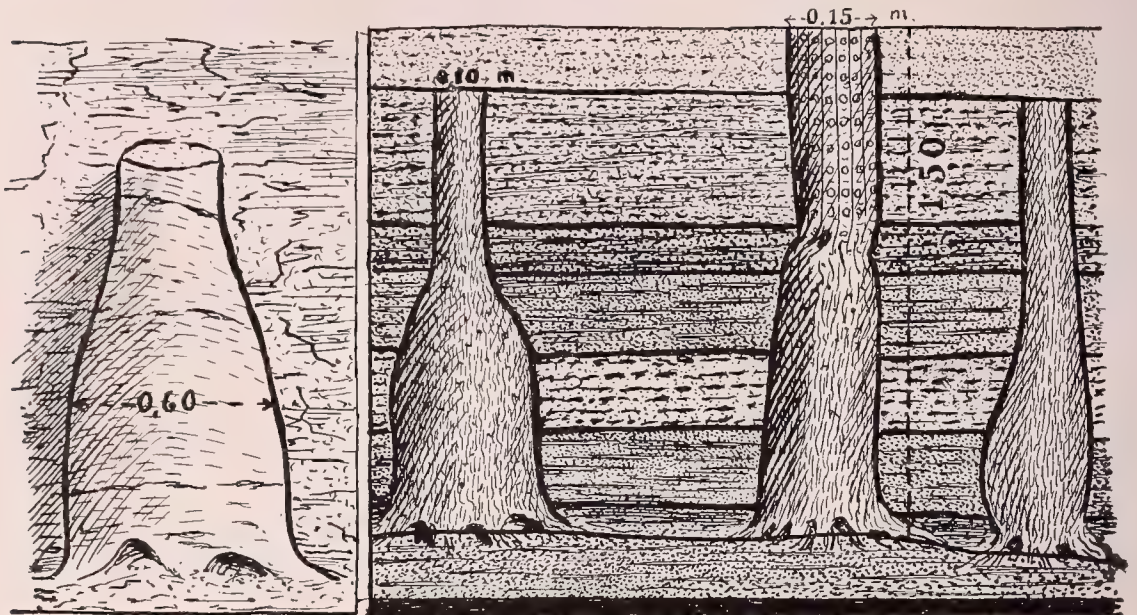


Fig. 179. Sigillarienstammstücke (mit *Stigmariopsis*-Rhizom) mit verdickter Basis des Stammes. Permokarbon des franz. Zentralplateaus. Nach GRAND'EURY.

oberfläche erzeugend. Die Blätter waren lang-lineal, meist länger als bei *Lepiäodendron* und saßen schopfförmig am Gipfel des Stammes an. Man findet nur sehr selten noch Sigillarienstammteile mit ansitzenden Blättern; diese müssen wohl ziemlich abfällig gewesen sein.

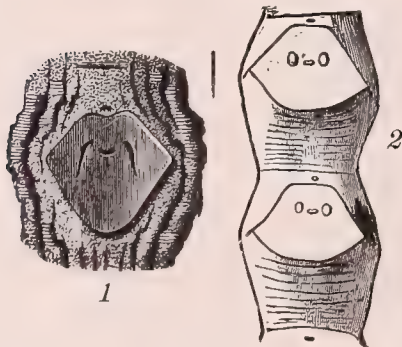


Fig. 180. Narben von *Sigillaria*. 1 *S. Brardi* (Subsigillarie), 2 *S. mammillaris* BRGT. (*Rhytidol.*). Über den Narben die Ligulargr. Nach WEISS und ZEILLER.

Man teilt die Sigillarienstämme nach der Skulptur ein in mehrere Gruppen, die zugleich im geologischen Vorkommen verschieden sind. Man unterscheidet nach WEISS zunächst zwei große Gruppen: *Eusigillariae* und *Subsigillariae*. Die ersteren werden noch wieder unterabteilt in *Rhytidolepen* und *Favularien*. Im folgenden zunächst eine Übersicht über diese Gruppen. Im Kulm sind kaum Sigillarien bekannt, im unteren Prod. Karbon noch höchst selten, im mittleren Prod. Karbon schnell zunehmend und große Häufigkeit erlangend, dann wieder schnell abnehmend, mit dem Rotliegenden erlöschend.

### *Sigillaria*

1. *Eusigillariae*. Narben in deutlichen Orthostichen, d. h. in Geraden übereinander stehend, genähert oder entfernt. Die Hauptmasse der Sigillarien.

a) Gruppe *Rhytidolepis*. Narben auf besonderen, geradlinigen Längsrippen stehend, mehr oder weniger entfernt; über den Narben oft ein halbmondförmiger Bogen und Runzelbüschel-Skulptur; zwischen den Narben manchmal eine Querfurche („tesselate“ Skulptur) sowie Runzelung. Gelegentlich spricht man noch von einer *Polleriana*-Gruppe,

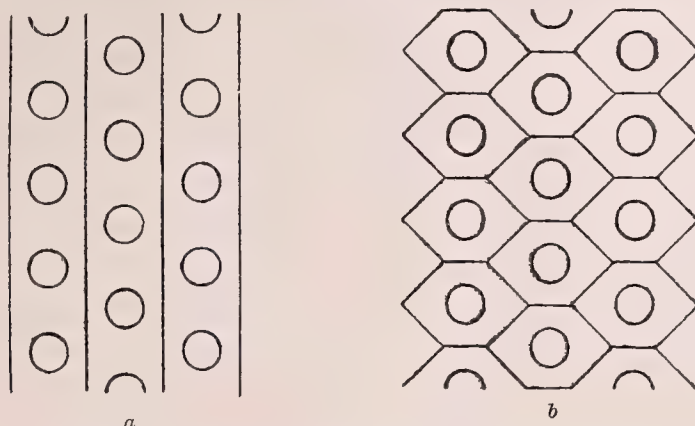


Fig. 181. Eusigillarien, Schema der Stammskulptur. *a Rhytidolepis*, *b Favularia*. Die Kreise deuten die Blattnarben an.

bei der durch starke Ausbildung einer runzeligen Zone zwischen den Narben noch eine Art Rand beiderseits auf jeder Rippe zu bemerken ist. Es hat jedoch keinen Zweck, diese Formen besonders zu gruppieren. Hauptentwicklung im eigentlichen mittleren Prod. Karbon (mittlere westfälische Stufe). Schema Fig. 181 *a*.

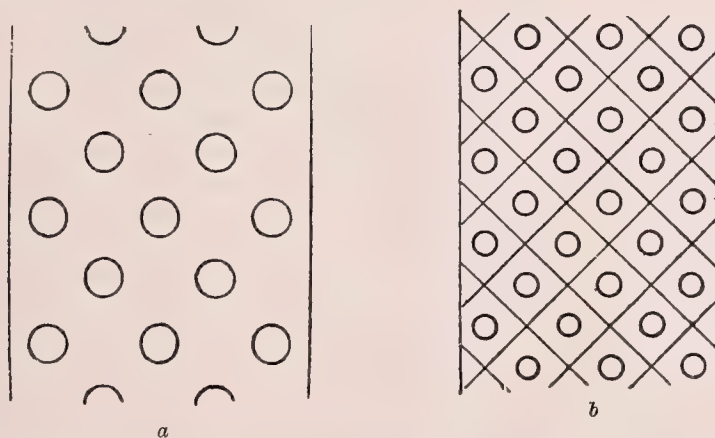


Fig. 182. Subsigillarien, Schema der Stammskulptur. *a Leioderme Form*, *b Clathrarische Form*, mit gedrängten Blattnarben. Die Kreise deuten die Blattnarben an.

b) Gruppe *Favularia*. Narben sechsseitig, sehr genähert, durch Furchen getrennt; Orthostichenbegrenzungen geknickt, der Narbenform folgend, die Stammoberfläche daher bienenwabenartig skulpturiert. Hauptentwicklung im unteren Teil des mittleren Prod. Karbon, dann erlöschend. Mit voriger Gruppe durch Übergänge verbunden (Schema Fig. 181 *b*).

2. *Subsigillaria* (oder *Leiodermaria*). Narben  $\pm$  rhombisch bis quergestreckt, meist getrennt im Quincunx auf der Stammoberfläche sitzend, Rinde sonst glatt, bei Vergrößerung feinrunzelig erscheinend. Bei An-

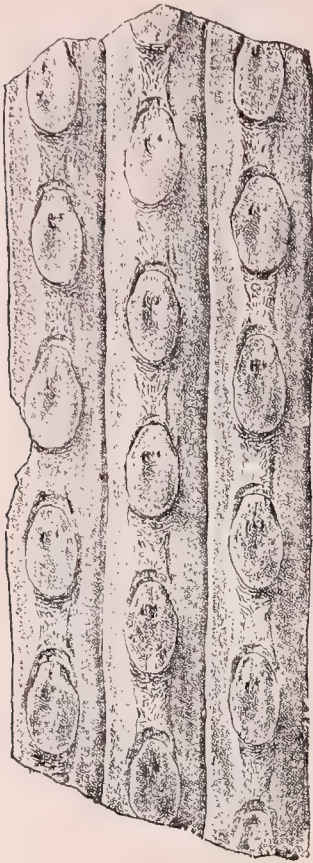
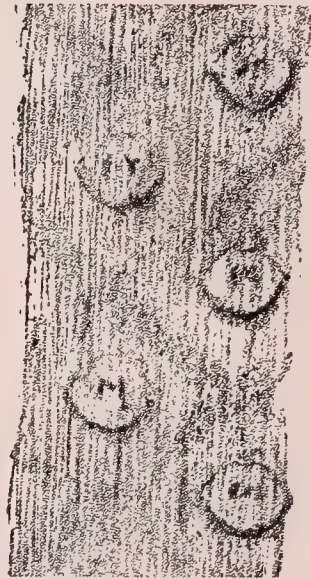


Fig. 183. *Sigillaria elongata*  
BRONGN. Mittl. Prod. Karb.  
Oberschlesiens. Gr. *Rhytidolepis*.



a



b

Fig. 185. Subsigillarie: *Sigillaria Brardi* BRONGN., leiodermie Form. Ob. Prod. Karbon von Wettin. a Oberflächenskulptur, b Skulptur nach Entfernung der äußersten Kohlschicht (Hautgewebe). Einzelnarbe davon s. Fig. 180, 1.

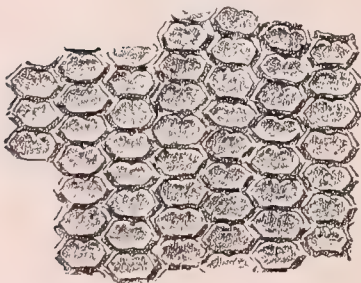


Fig. 184. *Sig. typ. elegans*  
BRONGN. Favularische Sigillarie.

näherung der Narben kommt eine an die favularische Skulptur erinnernde zustande (clathrarische Skulptur), die man mit der erstgenannten am selben Stück beobachtet hat. Schema Fig. 182. Hauptentwicklung im oberen Prod. Karbon, im Rotliegenden nicht selten, dann erlöschend.

Die Rhytidolepen stellen sowohl an Formen wie an Individuenzahl die Hauptmasse der Sigillarien, und ihre Arten gehören zu den häufigsten Fossilien des Karbons. Die Arten sind z. T. wie auch bei anderen Sigillarien schwierig zu begrenzen; die häufigsten Arten sind *Sigillaria elongata* BRONGN. (Fig. 183), *Sig. mammillaris* BRONGN. mit mehr oder weniger vorspringenden Blattnarben, *Sig. scutellata* BRGT., *Sig. Boblayi* BRGT., u. a. *Sig. tessellata* BRONGN. zeigt unter und über den Blattnarben, die ziemlich genähert sind, noch Querfurchen. Die Narbenform ist bei den Rhytidolepen sehr verschieden, von mehr querbreiter Form bis zu birn- oder lang-eiförmiger. Einzelne Arten geben noch wieder Leitfossilien für gewisse Unterhorizonte im mittleren Prod. Karbon ab, und manche gut erhaltenen Sigillarien sind neben den Farnen und Pteridospermen zur genaueren Horizontierung im Karbon gut brauchbar.

Die Favularien sind, obwohl in typischen Stücken eine gut gesonderte Gruppe; doch mit der vorigen durch Übergangsstücke verbunden. In typischer Form bilden die gedrängten, sechsseitigen Blattnarben, durch Furchen voneinander getrennt, ein sehr charakteristisches Skulpturbild (Fig. 184). Sie sind im unteren Teil des mittleren Prod. Karbon besonders zahlreich, allerdings sind zu viele Arten und Formen unterschieden worden. Kleinnarbige Formen sind z. T. offenbar nur Jugendformen von großnabigen. Die häufigste *Favularia* ist *Sig. elegans* BRONGN. (*Sig. elegantula* WEISS), die in Menge in den entsprechenden Karbonhorizonten auftritt, wie z. B. in der Magerkohle des Ruhrbeckens.

Die Subsigillarien bieten an Formenreichtum viel weniger als die vorigen Gruppen. Häufig und allerdings sehr verbreitet in den Ottweiler Schichten und dem Unter-Rotliegenden ist überhaupt nur eine Art, *Sig. Brardi* BRGN. (Fig. 185), von der allerdings von WEISS zahlreiche Formen unterschieden worden sind, was sich aber nicht hat halten lassen. Der Formenreichtum wird zum Teil dadurch hervorgerufen, daß dieselbe Art (*Sig. Brardi*) sowohl „leioderme“ Skulpturen, d. h. Formen mit getrennt stehenden Blattnarben, wie auch „cancellate oder clathrarische“ Formen aufzuweisen hat, d. h. solche, bei denen die Narben durch starke gegenseitige Annäherung eine Ähnlichkeit mit den Favularien annehmen. Man kann in einigen Fällen beide Skulpturen am selben Stück beobachten. Außerdem kommen fast an allen Fundorten, wo *Sig. Brardi* häufiger ist, beide Formen mit Übergängen nebeneinander vor. Außer dieser Art enthält die Gruppe noch einige andere, meist ziemlich oder sehr seltene, wie *Sig. Defrancei* BRONGN. (Ottw. Schichten), *Sig. biangula* WEISS (Fig. 186).

Hierzu stellte man früher auch den als „*Sigillaria*“ *camptotaenia* WOOD sp. bezeichneten Typus, den wir im Anhang als besondere Gattung

aufführen; ferner brachte man mit ihnen die Pleuromeien des Buntsandsteins in Verbindung, wovon man aber ebenfalls abgekommen ist.

Über „*Sigillaria*“ *discophora* KÖNIG sp., von KIDSTON zu den clathrarischen Sigillarien gezählt, s. S. 209. *Sigillaria Brardi* ist einer von den Lepidophyten, die auch im Gebiet der Gondwanaflora angegeben werden (Südafrika und Südbrasilien). Überzeugend dürften, wie schon KOEHNE hervorhoben hat, diese Stücke nicht sein; abgesehen von der mangelhaften Erhaltung, von der ich mich auch im British Museum überzeugen konnte, ist zum Nachweis der Art das Vorkommen der leiodermen, bei uns gerade am häufigsten Formen zu fordern, die aber an beiden Stellen ganz fehlen.

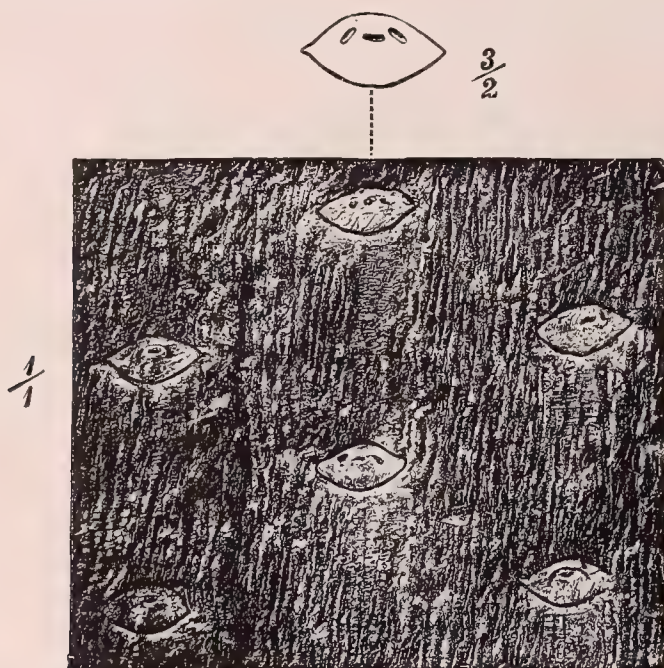


Fig. 186. *Sigillaria biangula* WEISS. Seltene Art der Subsigillariengruppe. Oberes Prod. Karbon.

Eigentümlich sind die „Wechselzonen“, die man an manchen Sigillarienstücken beobachtet hat (vergl. POTONIÉ, Jahrb. k. Pr. G. L. A. 1894, S. 24 ff.). Man beobachtet an manchen Exemplaren (Fig. 178), daß die übereinanderstehenden Blattnarben bald nahe zusammen, bald entfernter stehen, offenbar also ein verschieden rasches (Längen-) Wachstum des Stammes stattgefunden hat, das POTONIÉ mit Ernährungs- und Witterungseinflüssen in Zusammenhang bringt.

Wie die *Lepidodendron*-Stämme, so treten auch die Sigillarienstämme uns keineswegs immer mit mehr oder weniger gut erhaltener Oberflächenskulptur der Rinde entgegen, sondern vielfach in Formen mehr oder minder entrindeter Exemplare, man kann sogar sagen, daß diese meist häufiger sind als die andere Art. Am häufigsten sind die unter dem Namen *Syringodendron* bekannten Objekte, die im Falle der

Abstammung von Rhytidolepen meist noch die Längsrippen erkennen lassen, bei Subsiggillarien dagegen ganz eben oder nur mit einer Längsrundzelung versehen sind. Von den Blattnarben ist (oft) nichts zu sehen, man erblickt aber an ihrer Stelle deutlich zwei nebeneinander stehende Närbchen oder Narben, meist längsgestreckt, den Parichnos-Närbchen entsprechend, selten dazwischen noch eine kleine, von dem Leitbündel herrührende. Oft ist die Oberfläche noch fein längsriefig. Bei den Subsiggillarien stehen die Narben zu je zwei in der bekannten Verteilung auf der im ganzen glatten Oberfläche (Fig. 187). Oft haftet den Syringodendren noch eine Kohlschicht an, die dann ihrerseits die Blattnarben

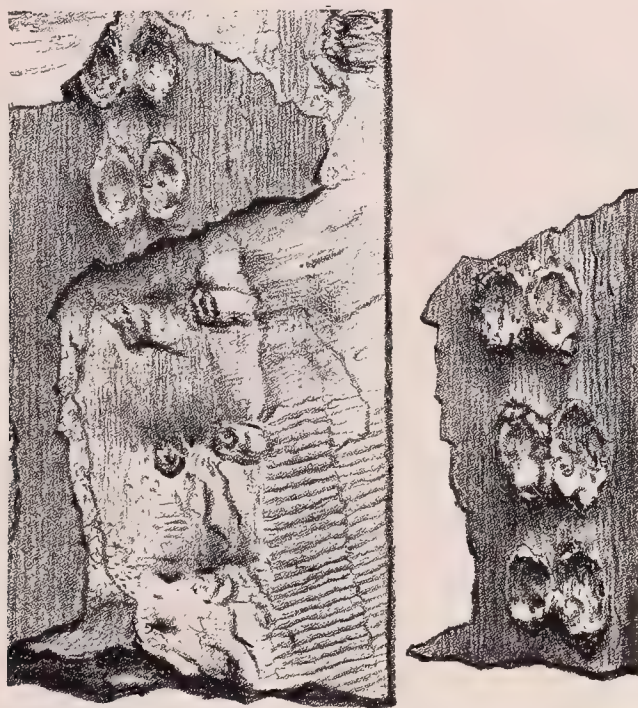


Fig. 187. *Syringodendron* von *Sig. Brardi* (WETTIN).  
Primäre *Syringodendron*-Skulptur mit stark ausgewachsenen  
„Parichnos“-Narben.

an ihrer Oberfläche zeigt, beim Sammeln also möglichst zu erhalten ist (sie fällt oft leicht ab), da sonst das Stück nicht bestimmbar ist.

Bei dickeren Stämmen, besonders aber bei Basalstücken der Stämme, treten infolge starken Dickenwachstums Verzerrungen der *Syringodendron*-Narben ein, so daß öfter die Orthostichen aller, sogar zwei zusammengehörige Narben getrennt werden (*Sig. alternans* BRGN., Fig. 188). Hieraus ergibt sich schon, daß in solchen Fällen die „*Syringodendron*“-Skulptur als primär anzusehen ist, oder anders ausgedrückt: an der Basis dickerer Stämme bilden oft nicht die gewöhnlichen *Sigillaria*-Blattnarben die Oberfläche, sondern diese sind durch eine Art Borkenbildung abgeworfen und die *Syringodendron*-Narben an ihre Stelle getreten, die oft eine ziemliche Größe einnehmen und ihrerseits getrennt werden können.

Eigentümlich sind bei manchen *Syringodendren* die stark angeschwollenen Basen der Stämme (Fig. 179).

Bei größeren *Syringodendron*-Narben bemerkt man gelegentlich eine körnelige Oberfläche ähnlich der der Transpirationsöffnungen<sup>1)</sup> von *Lepidodendron*; man kann sie mit COWARD (Manch. Mem. 51, 1907, Nr. 7) direkt mit Lentizellen vergleichen, obwohl die Struktur des COWARDschen Exemplars kein eigentliches Aërenchym erkennen läßt (vergl. auch SEWARD, Foss. pl. II, S. 205; POTONIÉ, Entstehung der Steinkohle, V. Aufl., S. 181).



Fig. 188. *Syringodendron* („*Sig. alternans* BRONGN.“), mit verzerrten Narbenzellen. Verkl.

*Syringodendron*-Stämme eigentümlicher Art sind die verhältnismäßig kurzen kegelförmigen, die GOLDENBERG (Flora saraep. foss. 1855, T. IV) abgebildet hat. POTONIÉ (Entsteh. d. Steink. S. 181) vergleicht sie mit Pneumatophoren nach Art der *Taxodium*-Kniee und ähnlichen, doch ist man über ihre Bedeutung noch nicht im klaren.

Verschiedentlich hat man *Syringodendron*-Stämme auf Stigmarien aufsitzend gefunden und diese Funde haben den Zusammenhang zwischen den Stigmarien und Lepidophyten wesentlich aufgedeckt. Wir kommen auf die Stigmarien später zu sprechen.

Eine andere, seltenere Erhaltungsförm der Sigillarienstämme<sup>2)</sup> ist unter dem Namen *Lyginodendron* GOURLIE bekannt und hat ihre Ursache in der *Dictyoxylon*-

<sup>1)</sup> Eigenartig ist die von POTONIÉ, Lehrb. 1. Aufl. S. 245, Fig. 230 abgebildete Sigillarie, die unterhalb der Narben noch Lentizellen-ähnliche Gebilde zeigt; ich habe das Stück noch nicht wiedergefunden.

<sup>2)</sup> Sie kommt auch wohl bei anderen Lepidophyten vor, wie *Lepidodendron rhodumnense* REN., das analoge Rindenstruktur zeigt.



Struktur der Rinde mancher Sigillarien. Wir haben die *Dictyoxylon*-Struktur schon bei *Lyginodendron oldhamium* WILL. (S. 128) besprochen. Die großen „Lyginodendren“ von GOURLIE rühren wegen ihrer Größe sicher nicht von *Lyginodendron oldhamium* her, sondern von baumförmigen großen Gewächsen, eben besonders Sigillarien, bei denen solche Rindenstruktur bekannt ist. WILLIAMSON hatte ganz richtig die strukturellen Beziehungen zwischen *Lyginodendron oldhamium* und den GOURLIESchen Abdrücken erkannt und den Namen für sein *Dictyoxylon oldhamium* übernommen, was man auch akzeptieren kann, da *Lyginodendron* GOURLIE gar keine Gattung ist. Man sollte, um Verwirrung zu vermeiden, statt *Lyginodendron* bei *Sigillaria* lieber den allgemein für diese Struktur üblichen Namen *Dictyoxylon*-Zustand oder -Struktur gebrauchen.

Gelegentlich bemerkt man an den Sigillarienstämmen zwischen den gewöhnlichen Blattnarben noch andere von ganz anderer Beschaffenheit, meist in Form von rundlichen oder länglichen Vertiefungen, die etwa in der Mitte eine Grube aufweisen, einzeln stehend, oder auch in Kettenform übereinander gereiht. Die eigentlichen Blattnarben nehmen an solchen Stammteilen oft eine sehr unregelmäßige Stellung und Lagerung an. Man beobachtet, daß solche Narben gesellig auftreten und sich etwa in derselben Höhe um den Stamm herumziehen (Fig. 178). Es sind die Abfallstellen der Sigillarienzapfen (Sigillariostroben), auf die wir später noch zu sprechen kommen werden. Die Sigillarien hatten darnach nur stammbürtige (cauliflore) Blüten; endständige am Gipfel der Zweige sind unbekannt (Fig. 189).

Stammanatomie der Sigillarien. Schon BRONGNIART war ein strukturbietendes Sigillarienstück bekannt, das er mit seiner *Sigillaria elegans* identifizierte; er hat über sie eine noch heute sehr beachtenswerte Schrift veröffentlicht, der auch unsere Fig. 190 entstammt (Observ. sur la struct. intérieure du *Sig. elegans*, Arch. Mus. I, 1839, S. 405 ff.). ZEILLER hat später nachgewiesen, daß dieses Stück, von RENAULT mit BRONGNIARTS *Sig. Menardi* identifiziert, zu den Subsigillarien gehört, und wenn es nicht eine Form von *Sig. Brardi* darstellt, so doch

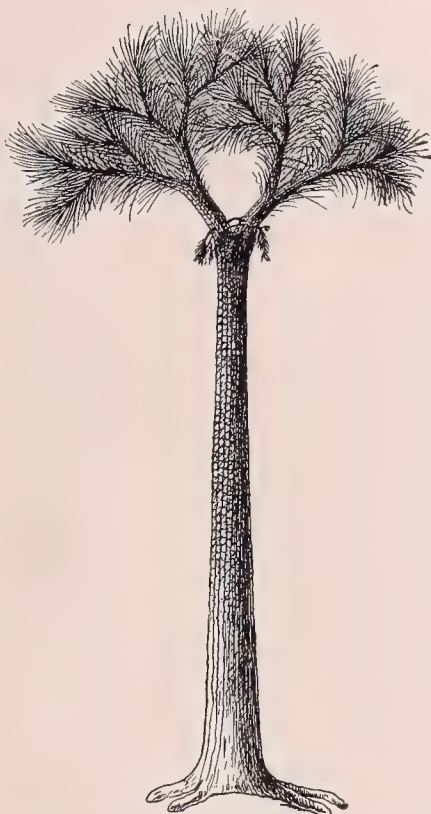


Fig. 189. Favularische Sigillarie, rekonstruiert; die Verzweigung ist in Wirklichkeit viel spärlicher, als die Figur zeigt (1—2 Gabelungen). Oben an der Gabelung die Zapfen.

ihr nahesteht (Rev. géner. Bot. IX, 1897, S. 44). Erst in jüngerer Zeit sind unsere Kenntnisse der Stammanatomie von Sigillarien so weit ergänzt worden, daß man auch von Rhytidolepen und Favularien die Stammstruktur kennt, so auch von der wirklichen *Sig. elegans* BRONGN., die ja die häufigste *Favularia* ist. Betrachten wir zunächst die Subsigillarien, von denen außer der *Sigillaria Menardi* auch strukturzeigende Stücke der *Sig. Brardi* selbst bekannt sind, von RENAULT als „*Sig. spinulosa*“ GERM.<sup>1)</sup> bekannt gemacht (RENAULT u. GRAND'EURY, Mém. Ac. Sci., sav. étr. XXII, 1875).

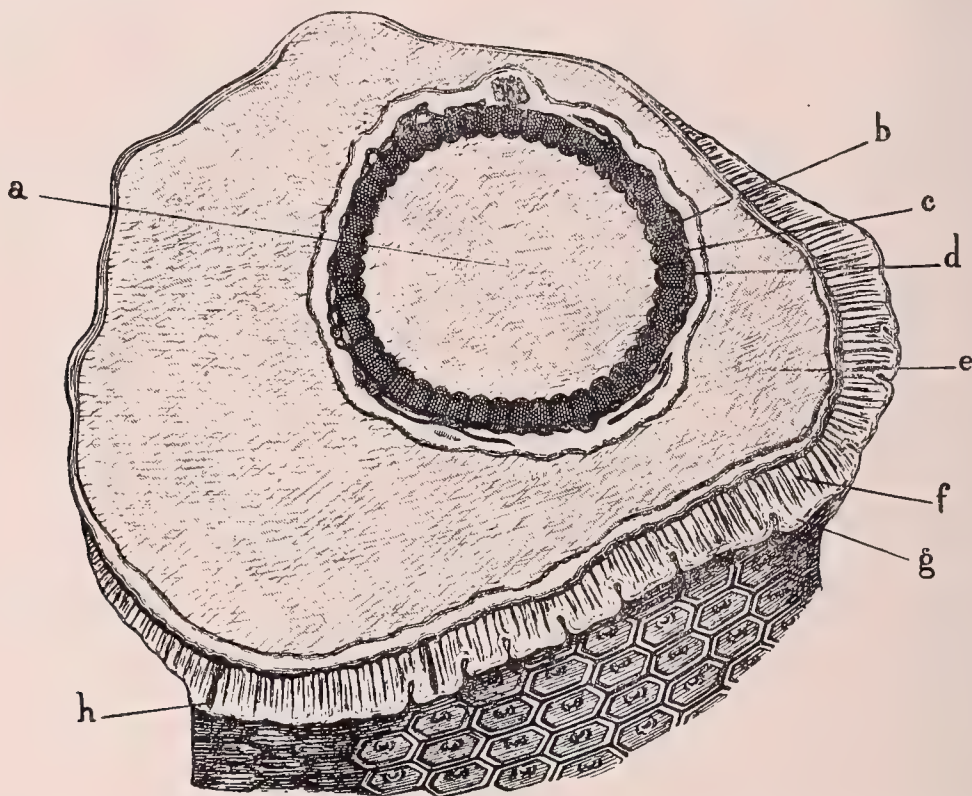


Fig. 190. *Sig. Menardi* BRGT. (favularische Gruppe, clathrarische Form), mit erhaltener Struktur. *a* Markhohlraum, *b* Protoxylem und Zentripetalholz, *c* Sekundärholz (zentrifugal), *d* Phloëmpartie, *e* Mittelrinde (zerstört), *f* Periderm, *g* Blattnarbe, *h* Blattspur. Aus SCOTT nach BRONGNIART. Etwa  $\frac{2}{1}$ .

<sup>1)</sup> RENAULT versteht unter *Sigillaria spinulosa* die leioderme Form von *Sig. Brardi*; die eigentliche *Sig. spinulosa* GERMAR (Verst. Steink. Wettin. Löbejün 1844, t. 25, 1, 2) ist aber eine solche *Sig. Brardi* mit entfernten Blattnarben (leioderme Form), die unterhalb vieler normaler Blattnarben noch 1—2 kreisrunde kleinere Narben zeigt, die GERMAR auf abgefallene Stacheln zurückführte („*spinulosa*“); POTONIE deutete sie als Narben von Adventivwurzeln. Jedenfalls sind diese Narben nicht zur Artunterscheidung brauchbar; RENAULT braucht noch 1896 (Bassin houill. perm. Autun u. Epinac S. 208) statt *Sig. Brardi* den Namen *Leiodermaria spinulosa*, obwohl u. a. ZEILLER bereits 1889 (Bull. Soc. géol. France III, 17) die Identität mit *Sig. Brardi* einwandfrei bewiesen hatte, und leider finden wir den Namen *Sig. spinulosa* noch bei neueren Autoren erhalten, wodurch eine ganz überflüssige Verschleierung des Tatbestandes eintritt, so bei SCOTT

Im Zentrum der *Sigillaria Menardi* (Fig. 190) zeigt sich ein Mark- oder ein einem Mark entsprechender Hohlraum<sup>1)</sup>, der umgeben ist von dem Holzteil. Dieser besteht aus einer großen Anzahl von getrennten Primärholzbündeln zentripetaler Entwicklung, an die sich ein wenig mächtiges Sekundärholz anschließt. Die Zellen des letzteren sind Treppenhydroïden mit parenchymatischen Markstrahlen. Von der Rinde ist nur der äußere Teil erhalten, der ein radial gereihtes Periderm zeigt; außen folgen dann die Epidermalgebilde mit den Blattnarben.

Die zur selben Gruppe wie die vorige gehörige und mit ihr, wenn auch nicht identische, so doch nahe verwandte *Sigillaria Brardi* BRONGN., sehr verbreitet im oberen Prod. Karbon und Rotliegenden, ist ebenfalls mit Struktur bekannt (RENAULT und GRAND'EURY, Mém. sav. étrang. Ac. Paris, 1875, XXII), von den Autoren als „*Sigillaria spinulosa*“ GERM. bezeichnet (s. Fußnote S. 220). Die Stammstruktur weicht in einigem von der von *Sig. Menardi* ab. Das Sekundärholz ist bedeutend stärker entwickelt als dort, das Primärholz zeigt nicht getrennte, sondern einen z. T. zusammenhängenden Primärholzwuchs. Die Rinde zeigt typische *Dictyoxylon*-Struktur; die anastomosierenden Bastplatten zeigen auch auf dem Querschnitt Anastomosen; die Längsanastomosen erzeugen auf Abdrücken oft eine Längsrundelung von entsprechender Form zwischen den entfernter stehenden Blattnarben (Fig. 185).

Neuerdings sind auch eine Anzahl anderer Sigillarienstämme mit Struktur bekannt geworden, nämlich favularische und rhytidolepe. Über *Sig. elongata* hatte C. EG. BERTRAND schon 1899 (Ann. Bot. 1899, XIII, S. 607) eine kurze Mitteilung gegeben. Ausführliches über den *Rhytidolepis*-Typus findet sich bei ARBER und THOMAS (Phil. Trans. Roy. Soc. London B. 200, S. 133 ff.), die u. a. strukturzeigende Stücke von *Sig. scutellata* beschreiben. Die Struktur des Marks und Holzkörpers ist der oben beschriebenen ähnlich, Phloëm und innere Rinde fehlen. Unter der Oberfläche der deutlich markierten Längsrippen findet sich

und PELOURDE. RENAULT sah übrigens noch 1896 (op. cit.) die Rhytidolepen für Pteridophyten, die Leiodermen dagegen als mit den Cycadeen verwandt an. BRONGNIART hatte alle Sigillarien für Gymnospermen gehalten und RENAULT suchte, nachdem die Rhytidolepen („*Sig. cannelés*“) nicht mehr als Gymnospermen gelten konnten, wenigstens die Leiodermen, die er jenen scharf gegenüberstellte, als Gymnospermen zu retten: er behandelt daher *Favularia*, *Rhytidolepis* einerseits, *Clathraria* und *Leiodermaria* andererseits als Gattungen. Es finden sich bei ihm eng verwandte Angehörige derselben Gruppe zuletzt an ganz verschiedenen Stellen (vergl. RENAULT, op. cit. 1896; ZEILLER, Rev. gén. Bot. IX, 1897, 368).

<sup>1)</sup> Bei allen Sigillarien ist dies der Fall. Demgemäß neigen die Sigillarien auch nach Art der Calamiten zu Marksteinkernbildung, der vermöge der vorspringenden Primärholzteile ebenfalls wie bei den Calamiten, allerdings feiner, längsgerieft ist, aber keine Internodien zeigt. Man findet solche Marksteinkerne oft in Zusammenhang mit Sigillarienstämmen, wo sie oft übersehen oder verkannt wurden; bekannt sind sie schon lange. (Vergl. KOEHNE, Abh. u. Beschr. foss. Pflanzenr. II, 27, 1904).

Phelloderm. Die Längsrippen zeigen normales Rindengewebe, nicht etwa Strukturen, die darauf hinweisen, daß sie aus längsverwachsenen Blattnarben<sup>1)</sup> entstanden sind. Eine Ligula haben die Autoren ebenfalls beobachtet. Die Blattbündel, kollateraler Struktur und ohne Sekundärholz, gehen schräg im Stamme abwärts, dann zuletzt im Phelloderm fast horizontal zur Blattnarbe. Kurz vor dem Eintritt in die Blattbasis teilt sich das Leitbündel in zwei gesonderte Stränge. Auf diese Eigentümlichkeit besonders hatte RENAULT schon 1879 seine *Sigillariopsis* gegründet, einen Stammrest mit anhaftenden Blattbasen mit „doppelten Bündeln“, der sonst *Sig. Menardi* ähnelt (Tracheiden aber z. T. getüpfelt), und ein Blatt von ähnlichem Typ hat SCOTT (Studies, 2. Aufl., 1909, S. 230) aus dem mittleren Prod. Karbon bekannt gemacht. Dieser Blattbündelbau war bei *Sigillaria* also mehrfach, auch in verschiedenen Gruppen verbreitet. *Sigillariopsis* hat demnach keinen generischen Wert mehr. Bei einem von KIDSTON (Proc. Roy. Soc. Edinb. 27, III, S. 203) bekannt gemachten Stück von *Sigillaria mammillaris* verhalten sich die Blattbündel ähnlich. Dieser Autor hat uns auch mit der Struktur einer favularischen *Sigillaria* bekannt gemacht (Trans. Roy. Soc. Edinb. 41, III, 1905, S. 533). Es zeigt einen zusammenhängenden Zylinder von großlumigem Zentrifugalholz mit Einbuchtungen am Innenrand (in den Einbuchtungen entspringen die Blattspuren), daran anschließend Protoxylem und Sekundärholz. Die Blattbündel zeigen wie oben kein Sekundärholz und sind mesarch. An diesem Stück wurde auch eine Zapfennarbe gefunden, wovon gleich näher die Rede sein wird, die im Querschliff eine solide Stele (ohne Mark) und Rindengewebe der Zapfenachse zeigte. Im ganzen kann man die Struktur des Sigillarienstammes als einheitlicher bei den verschiedenen Gruppen bezeichnen, als wie es bei *Lepidodendron* der Fall ist.

Beblätterung der Sigillarien. Über diese ist schon bei den Lepidodendraceen und im Vorhergehenden einiges mitgeteilt worden. Im ganzen ähneln die Sigillarienblätter größeren Lepidodendrenblättern; es sind lang-lineale Blätter von oft beträchtlicher Länge, die sich meist isoliert finden und in Form langer Streifen mit einer breiten Mittelader wie bei *Lepidophyllum* das Gestein bedecken. Sie scheinen ziemlich abfällig gewesen zu sein, denn höchst selten findet man sie noch an Stammstücken ansitzend. Offenbar bildeten sie einen am Gipfel der Stämme sitzenden Schopf. Die anatomische Struktur der Blätter ist auch bekannt, und oben wurde sie schon bei *Sigillariopsis* erwähnt. Bis auf das bei einigen Arten beobachtete Auftreten zweier Hydromgruppen

<sup>1)</sup> Hiergegen spricht auch der zuletzt ziemlich horizontale Verlauf der Blattbündel vor dem Eintritt in die Blattnarbe. Als SOLMS und POTONIÉ (Lehrb. 1. Aufl., S. 245) die gegenteilige Ansicht vertraten, war von der Sigillarienstammanatomie noch weniger bekannt als jetzt.

ähnelt die Struktur den Lepidophyllen überhaupt. Die geteilte Unterseite mit den beiden die Stomata tragenden versenkten Riefen ist dieselbe wie dort; Palisadenzellen sind wenig entwickelt.

Fruktifikationsorgane (Zapfen): *Sigillariostrobus* SCHIMP. Wie bei *Lepidodendron* und den meisten Lepidophyten haben die Fruktifikationsorgane der Sigillarien Zapfenform. Sie waren ausschließlich stammbürtig (cauliflor). Ihre Abfallstellen bemerkt man öfter in Gestalt bald länglicher, bald mehr runder, schwach eingesenkter Narben auf der Stammoberfläche zwischen den Blattnarben, deren regelmäßige Anordnung an solchen Stellen mehr oder weniger gestört erscheint. Bei rhytidolepen Arten erscheinen sie in der Regel in den Vertiefungen zwischen den Rippen stehend und oft kettenartig übereinander gereiht, bei Favularien öfters auch einzeln. Immer aber scheint sich eine Zone mit solchen Zapfenabfallstellen um den ganzen Stamm herumzuziehen (Fig. 178). Nach POTONIE (Lehrb. I. Aufl., S. 252) sollen in ihrer Nähe gern „Wechselzonen“ (s. S. 216) auftreten, indem die Erzeugung einer größeren Menge von Zapfen das Stammwachstum ungünstig beeinflusste und dadurch die Blattnarben verkürzt oder genähert auftreten.

Die Zapfen selbst sind auch bekannt, bisher aber nur in Form von Abdrücken. Obwohl *Sigillariostroben* schon vordem bekannt waren, hat doch erst ZEILLER (Ann. sc. nat. ser. VI, 19, p. 256, 1884) ihre Zugehörigkeit zu Sigillarien eindeutig nachgewiesen und gleichzeitig über ihre Struktur Näheres mitgeteilt. *Sigillariostrobus Tieghemi* ZEILLER zeigte noch Spuren der Stammskulptur auf dem Stiel des Zapfens, die an *Sig. scutellata* erinnert. Die Sporophylle sind ziemlich kurz (etwa 1,5—2,0 cm lang), die größte Breite haben sie nahe der Basis; nach der Spitze zu verschmälern sie sich allmählich, nach der Basis zu plötzlich. Der Zapfen war etwa 15 cm lang und dicht mit alternierenden, quirlig gestellten Sporophyllen besetzt. An dem Zapfen sind nur Makrosporen gefunden, die ZEILLER durch Mazeration als solche erwies. Sie scheinen in Tetraden gestanden zu haben, jede zeigt deutlich eine tetraëdrische Spitze. Sporen dieser Art finden sich oft isoliert in Menge auf den Schichtflächen (*Sporites*, *Triletes*); es kann sich aber bei solchen auch um andere Lepidophyten-Makrosporen handeln. Es ist möglich, daß bei manchen Sigillarien die Mikrosporen in besonderen Zapfen erzeugt wurden, da man meist keine Spur davon findet; KIDSTON (Transact. Roy. Soc. Ed. 39, I, p. 49) hat auch einen als heterospor angesehenen Zapfen bekannt gemacht, trotzdem ist die Sachlage noch nicht recht klar. ZEILLER hat bei seinen Untersuchungen über *Sigillariostroben* Anhalte dafür gefunden, daß die Makrosporen nicht durch Aufspringen der Sporangienwand, sondern durch Zersetzung dieser frei wurden, wie es von *Isoëtes* bekannt ist. Betreffs der Heterosporie der Sigillarienzapfen muß man also im ganzen die Existenz von Mikrosporen annehmen,

nachdem Makrosporen oder solche Sporen, die man nicht gut als etwas anderes ansehen kann, gefunden sind. Bemerkte sei noch, daß die Sigillariostroben offenbar leichter zerfielen als viele Lepidostroben; man findet nämlich verhältnismäßig häufig nackte Zapfenchsen davon; dieser Umstand mag auch ein Grund sein, weshalb man noch keinen Zapfen mit Struktur gefunden hat. Es ist aber überhaupt auffällig, daß trotz der Massenhaftigkeit der Sigillarien-Abdrücke sich echt versteinerte in den Torfdolomiten spärlich finden.

### Verschiedene Lepidophyten

1. *Asolanus* WOOD. Eine Gattung, die in den Lehrbüchern zu Unrecht meist überhaupt nicht erwähnt wird; sie tritt mit einer Art, *A. camptotaenia* W., in großer Verbreitung, wenn auch nicht gerade häufig, auf. In der Stammskulptur am meisten an *Sigillaria Brardi* erinnernd, zeigt sie doch eine Anzahl von Eigentümlichkeiten, die zeigen, daß sie mit Sigillarien, wohin man sie gewöhnlich stellt, nichts zu tun hat (vergl. bes. KOEHNE, Sigillarienstämme, 1904, S. 92; ZEILLER, BLANZY u. CREUZOT, 1906, S. 156; die besten Abbildungen bei WEISS-STERZEL, Subsiggillarien, T. 4, 5, 1893). Die Gattung unterscheidet sich von Sigillarien durch die nicht in Vertikalreihen angeordneten Blattnarben, auf denen die zwei Seitennärbchen vielfach unsichtbar sind, ferner durch die Ausbildung knorriöider Erhaltungsformen. Erinnert sie in dieser Hinsicht und in der Blattnarbenstellung mehr an *Lepidodendron*, so scheint sie durch den Besitz eines Sigillarien-artigen Marksteinkerns wieder mehr sigillarienhaft (KOEHNE, Abb. u. Beschr. II, 1904, 37, Fig. 5). Mit Vorliebe im oberen Teil des mittleren Prod. Karbon.

2. *Archaeosigillaria* KIDSTON. Kleinere, z. T. gabelig verzweigte Stämmchen (bis etwa 3 cm dick), dicht bedeckt mit meist hexagonalen Blattnarben, die bei guter Erhaltung ein Närbchen in der Mitte zeigen. *Archaeosigillaria Vanuxemi* (GÖPP.) KIDSTON ist ziemlich verbreitet, aber meist selten, im Spitzbergener, englischen und französischen Unterkarbon, das erste Stück aus nordamerikanischem Oberdevon? Vergl. KIDSTON, Trans. Nat. Hist. Soc. Glasgow, N. S., 6, 1899. — NATHORST, Nachtr. Pal. Fl. Spitzb. 1914, S. 52.

Ein höchst merkwürdiger Stamm ist von D. WHITE aus dem Mittel-Devon Nordamerikas bekannt gemacht worden, gleichzeitig der bei weitem größte Stammrest aus präkarbonischen Schichten, und als *Archaeosigillaria primaeva* bezeichnet worden (N. Y. St. Mus. Bull. 107, 1907, p. 327). Derselbe zeigt am oberen Ende mehr lepidodendroïde, nach unten zu sigillarioïde-syringodendroïde Skulpturen von allerdings mäßiger Erhaltung. Mit *Archaeosigillaria* im obigen Sinne hat er nichts zu tun.

3. *Arctodendron* NATH. Eigentümliche, dicke Stammreste, bisher nur aus dem Spitzbergener Unterkarbon bekannt, bei denen die durch eigentümliches langgestrecktes Netzwerk, offenbar von subepidermalen Stereombändern herrührend, ausgezeichneten Erhaltungsformen am auffallendsten sind; diese Struktur ist jedoch von der früher bei *Lygiodendron*, *Sigillaria* berührten sehr verschieden. Ob die Gattung überhaupt zu den Lepidophyten gehört, ist durch ein nach Art von *Calamites* eine verjüngte Basis zeigendes Exemplar zweifelhaft (vergl. NATHORST a. a. O.; der Name ist dort *Dictyodendron*; dieser war aber schon von EICHWALD vergeben).

4. *Omphalophloios* WHITE (vergl. Monogr. U. St. Geol. S., 37, S. 218, 1899; ferner CAMBIER u. RENIER, Mém. soc. géol. Belgique, 4<sup>o</sup>, 1912, S. 57 ff.). Das Aussehen eines Stammstücks dieser anscheinend isolierten Gattung zeigt Fig. 190. Die Blattnarbe besteht aus einem dreieckigen gleich hohen und breiten Vorsprung, die Ecken etwas herabgezogen; nach unten sitzt mitten daran ein umgekehrt spitzbogiges Närbchen; die Blattbasis soll beide Närbchen bedeckt haben. Die Gattung tritt meist nur selten und zwar in den höheren Schichten des mittleren Prod. Karbon auf und ist bisher in Nordamerika, England, Belgien und neuerdings auch in Deutschland gefunden worden (HÖRICH, Jahrb. Pr. G. L. A. 36, II, 1915, S. 96), zunächst im Saarbecken, doch sind kürzlich auch aus Oberschlesien stammende Stücke von uns gefunden worden.

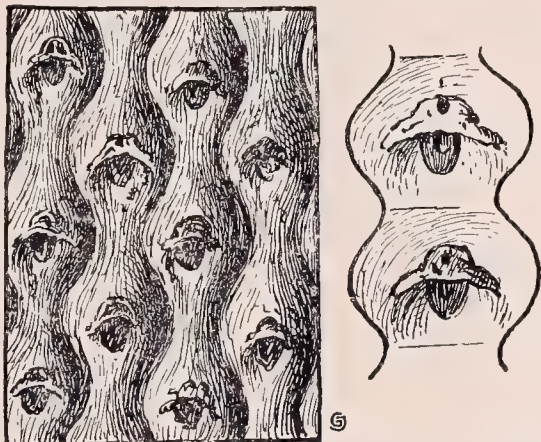


Fig. 190. *Omphalophloios anglicus* STERNB. KIDST. Mittl. Prod. Karbon

5. *Phialophloios* HÖRICH (a. a. O. 35, II, 2, 1915, S. 426), eine noch seltenere, in einem Stück bekannte Gattung, mit schalenartigen, quadratischen, von vorspringenden Rändern umgebenen, spiralgig stehenden Vertiefungen bedeckt, an der Basis jedes „Blattpolsters“ ein Närbchen mit der Blattspur. Das Stück stammt ebenfalls aus dem Saarbecken und erinnert bis zu gewissem Grade an das, was SEWARD (Foss. plants II, S. 179) als *Lepidodendron australe* MC. COY sp. beschreibt, hat aber ganz andere Stellung des Närbchens usw.; SEWARDS *L. australe* ist jedenfalls kein *Lepidodendron*, von *Phialophloios quadratus* aber auch generisch verschieden.

6. *Protolapidodendron* KREJČI. Ein etwas problematisches „Genus“. Es sind einfache oder gegabelte kleine Zweige mit lepidodendroïder Skulptur, aber anscheinend ohne besondere Blattnarben und Närbchen;

an ihnen saßen kleine Blättchen an, die bei einer Art an der Spitze gegabelt waren; vielleicht liegt gar keine nähere Verwandtschaft mit *Lepidodendron* vor. Mitteldevon, Böhmen. (Vergl. POTONIE u. BERNARD, Fl. dévonienne Étage H, 1903, S. 38.)

### Stigmaria<sup>1)</sup> (und Stigmariopsis)

Als *Stigmaria* bezeichnet man im Querschnitt runde oder flach zusammengesunkene sproßartige Organe, die auf ihrer Oberfläche unregelmäßig oder in Quincunx stehende Narben besitzen; die Narben sind

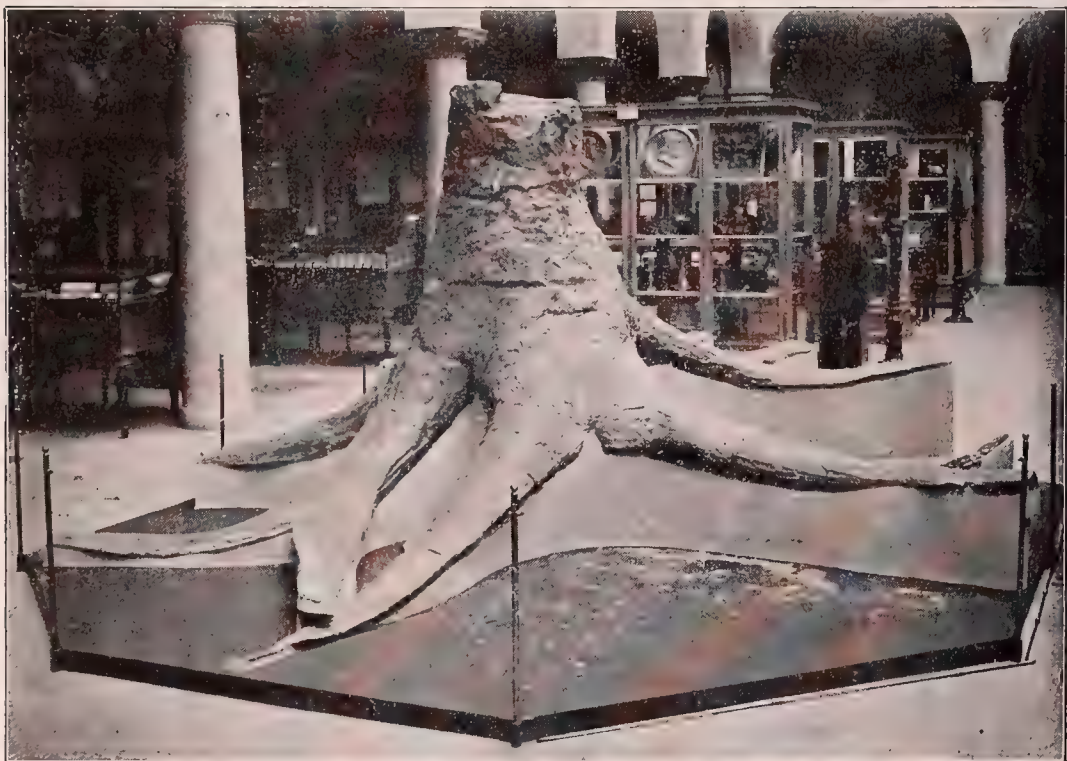


Fig. 191. *Stigmaria* mit Stammstumpf. Karbon des Piesbergs bei Osnabrück. Im Lichthof der Geolog. Landesanstalt in Berlin aufgestellt. Stark verkl.

rund, etwa bis 1 cm im Durchmesser; von einem erhöhten Rand umgeben, zeigen sie in der Mitte eine Vertiefung mit einem punktförmigen Nerbchen (Fig. 192). Das Gesamtaussehen einer *Stigmaria*, die man in sehr vollständigen Exemplaren kennt, zeigt Fig. 191, die zugleich zeigt, daß es sich in den Stigmarien um die unterirdischen Organe von anders beschaffenen Stämmen handelt. Die Stigmarien sind unterirdische, wurzelartige Organe der Lepidophytenstämme, und zwar sind sie bisher in Zusammenhang eigentlich nur mit *Sigillaria*-Stämmen gefunden worden, dagegen nicht mit *Lepidodendron* u. a. Lepidophyten. Indes hat man Grund zu der Annahme, daß *Lepidodendron* ebenfalls Stigmarien im

<sup>1)</sup> Von  $\sigma\tau\gamma\mu\alpha$ , Narbe.



Untergrunde besaß, u. a. dadurch, daß man Stigmarien in Ablagerungen fand, die keine Sigillarien enthalten (Insel Arran u. a.)<sup>1)</sup>, und das S. 210 erwähnte Beispiel weist darauf hin, daß auch *Bothrodendron* ähnliche Organe besessen hat, und KIDSTON nimmt dies z. B. auch in seinen Rekonstruktionen fossiler Lepidophyten an (Mem. Mus. Hist. nat. Belg. IV, 1911, S. 164). Für *Sigillaria* und *Lepidodendron* geht die Annahme der Palaeobotaniker dahin, daß beide Gruppen Stigmarien besaßen, wobei allerdings gleich zu bemerken ist, daß gewisse Sigillarien eine abweichende Stigmarienform zeigten (*Stigmariopsis*).

Wie sich aus Fig. 191 ergibt, waren ausgewachsene Stigmarien mächtige, stark verzweigte Gebilde, und zwar mit ausschließlicher und hervorstechender Gabelverzweigung. Die ersten Gabelungen erfolgten sehr schnell hintereinander, so daß die sukzessiven Gabeläste fast in einer Ebene zu liegen scheinen; nachher treten langgestreckte, in größeren Abständen gegabelte Achsen auf, die schließlich mit einem abgestumpften Ende abschließen.

Die *Stigmaria*, wie in Fig. 191 dargestellt, gibt indes noch kein vollständiges Bild einer solchen. Um dieses zu gewinnen, muß man die Stigmarien im anstehenden Gestein selber beobachten (Fig. 192). Hier

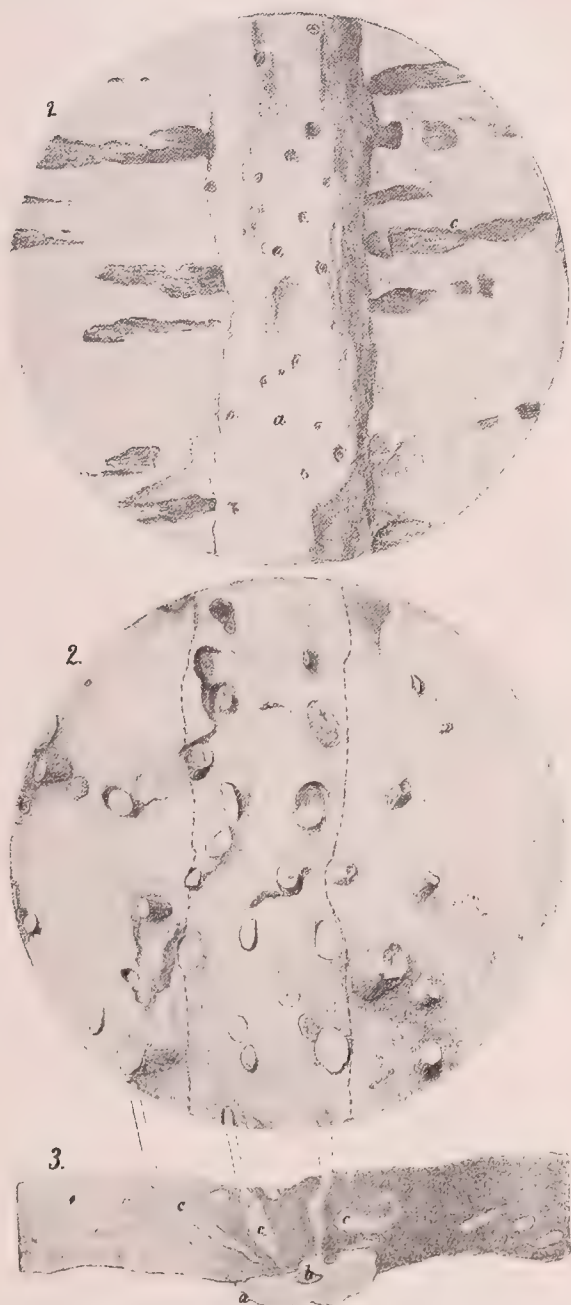


Fig. 192. *Stigmaria*-Körper in einem Bohrkern mit allseits ausstrahlenden Appendices. 1 Rhizomkörper mit allseits abgehenden Appendices und runden Narben. 2 Dasselbe Stück von der Unterseite, die von den runden Nerbchen ausgehenden Appendices quer durchschnitten zeigend. 3 Der Stigmarienkörper querdurchschnitten (a) mit Marksteinkern (b) u. Append. (c).  $\frac{1}{3}$  nat. Gr.

<sup>1)</sup> Bei uns treten autochthone Stigmarien gemein in der untersten Randgruppe Oberschlesiens und den Waldenburger Schichten Niederschlesiens, ja sogar im Kulm auf, wo man also kaum an Sigillarien denken kann, die erst später erscheinen.

zeigt sich, daß von den runden Narben der Achsen ausgehend, entsprechend breite, skulpturlose, kohlige Bänder das Gestein meist nach den verschiedensten Richtungen hin durchziehen, die sogenannten *Stigmaria-Appendices*, Organe von empfindlicher Struktur, z. T. wahrscheinlich nach Art eines hohlen Schlauchs gebaut, über die wir noch bei der Erörterung der Anatomie der Stigmarien kurz sprechen werden. Am Ende der sehr langen Appendices waren diese einmal, seltener noch öfter gegabelt.

Solche Stigmarien mit den Appendices daran sind überaus häufige Fossilien im Karbon, und namentlich das Liegende der Steinkohlenflöze ist es, in dem sie sich — namentlich in den paralischen Kohlenbecken ständig, fast unter jedem Flöz — vorfinden. Das Vorkommen im aufrechten Zustande und mit den empfindlichen, leicht abreißen Anhängseln daran (Appendices) ist ein unanfechtbarer Beweis dafür, daß diese Pflanzen noch in ihrer ursprünglichen Wachstumsform an Ort und Stelle im Gestein eingebettet sind, wie sie in dem damaligen Boden gewachsen sind (autochthone Stigmarien), und die Stigmarienböden (Underclay-Böden) spielen auch bei der Frage der Autochthonie der meist darüber lagernden Steinkohlenflöze eine große Rolle. Findet man Stigmarien an Lagerstätten umtransportierter Lepidophytenstämme u. dgl., also als allochthones Material, so sind die Appendices stets verschwunden, da sie, wie schon gesagt, sehr leicht abreißen.

Solche autochthonen Stigmarienböden ziehen sich unter vielen Flözen meilenweit hin; man kann das Flöz anbohren wo man will, überall trifft man im Liegenden die Stigmarien. Dagegen gibt es auch ziemlich Stigmarien-arme Becken; wie mir z. B. Prof. STERZEL († 1914) mitteilte, ist ihm im Zwickauer Becken kaum ein durch autochthone Stigmarien gekennzeichnetes Flöz bekannt. Man findet die *Stigmaria-Böden* in besonders schöner Weise, wie schon gesagt, in den paralischen Becken. Ein schönes Beispiel eines solchen freigelegten *Stigmaria-Bodens* mit aufsitzenden Stammresten befindet sich im Victoriapark in Glasgow und wird als Naturdenkmal erhalten (Fig. 193).

Die häufigste Art der Stigmarien ist die bekannte *Stigmaria ficoïdes* BRONGN.; außer den genannten runden Narben sind auf der Oberfläche keine nennenswerten Skulpturen, bis auf eine gelegentliche schwache Längsrundung oder das Auftreten undulierter Linien zwischen den Narben (*Stigmaria „undulata“* GÖPP.), zu bemerken. Besonders letztere Skulptur rührt wohl nur von Verknüpfungen und Verschiebungen der Epidermalgebilde nach der Einbettung her. Es gibt aber noch *Stigmaria*-Arten, die offenbar einen von *St. ficoïdes* verschiedenen Typus darstellen und besondere primäre Oberflächenskulpturen zeigen. Am wichtigsten ist *Stigmaria stellata* GÖPPERT (Fig. 194), zugleich ein nicht unwichtiges Leitfossil. Während *St. ficoïdes* im ganzen Karbon vorkommt, ist *St.*

*stellata* auf das untere Prod. Karbon beschränkt (Waldenburger Schichten, Niederschlesien), am häufigsten noch in der Randgruppe Oberschlesiens<sup>1)</sup>. Die Narben zeigen hier eine schöne sternförmige Struktur und die Ober-



Fig. 193. Freigelegter Stigmarien-Boden mit Stammstümpfen. Victoria-Park zu Whiteinch bei Glasgow. Wird als Naturdenkmal gehegt. Nach YOUNG und GLEN.

<sup>1)</sup> Auch aus England wird die Art aus entsprechenden Schichten von KIDSTON angegeben.

fläche ist sonst durch Vertiefungen skulpturiert, ein sehr leicht kenntlicher Typus. Es ist mir noch nicht klar geworden, zu welchen Lepidophyten diese *Stigmaria* gehört haben könnte. Man könnte an *Lepidodendron Veltheimi* denken (Sigillarien kommen kaum in Frage, da in diesen Schichten fast fehlend), indes müßte dann *Stigmaria stellata* auch im Kulm zu finden sein, was bisher noch nicht der Fall ist. Eine andere, allerdings seltene Form ist *Stigmaria Eveni* LESQU. mit auffallend kleinen Narben. Andere Formen können wir hier übergehen.

Schließlich können wir hier gleich *Stigmariopsis* GRAND'EURY erwähnen, von *Stigmaria* abweichend durch die kurzen, dicken, nicht horizontal, sondern gerade oder schräg abwärts verlaufenden Stümpfe, die wie die von *Stigmaria* — unter der ursprünglich *Stigmariopsis* mit begriffen wurde — „Appendices“ aussandten (Fig. 179). Die Oberflächenskulptur zeigt im Gegensatz zu *Stigmaria* mehr quergestreckte Narben und eine von Längsrunzeln bedeckte Stammoberfläche. *Stigmariopsis* ist viel seltener als *Stigmaria*, kommt fast nur im oberen

Prod. Karbon (Permokarbon) vor und gehört in erster Linie zu den Stämmen der Subsigillarien (*Sig. Brardi* u. dergl.), doch mögen auch vereinzelte Rhytidolepen mit *Stigmariopsis* versehen gewesen sein. Abweichend von *Stigmaria ficoïdes* (und *stellata*) ist auch die Art des Marksteinkerns von *Stigmariopsis*, der den Charakter des Sigillarien-



Fig. 194. *Stigmaria stellata* GÖPP.  
Randgr. (Unt. Prod. Karbon) Oberschles.

markrohrs hat, während der *Stigmaria*-Markkern „lepidodendroïde“ Oberfläche zeigt.

Anatomie von *Stigmaria ficoïdes* BRONGN. Mit der Anatomie unserer gemeinsten *Stigmaria* haben sich die Autoren schon früh auf Grund strukturzeigender Stücke beschäftigen können. Schon BRONGNIART (1833) und GÖPPERT (Gatt. foss. Pfl. 1841, Lief. I, II) und andere kannten und beschrieben die Anatomie solcher Stücke. Die wichtigste Publikation über den Gegenstand ist die von WILLIAMSON; *Stigmariopsis* wurde von SOLMS-LAUBACH (Palaeont. Abh. Dam. u. Kays. VI, 5, 1894) eine Untersuchung gewidmet.

*Stigmaria* besaß im Zentrum ein ziemlich bedeutendes Mark, darum einen Holzkörper mit beträchtlichem Sekundärzuwachs. Bei *Stigmaria ficoïdes* ist im Zentrum noch kein zentripetales Primärholz, wie es bei *Sigillaria* und *Lepidodendron* vorkommt, beobachtet worden, doch zeigen einige andere von RENAULT beschriebene Formen solches und auch die von WEISS bekannt gemachte, zu *Bothrodendron* gerechnete *Stigmaria*, so daß bei diesen eine mehr sigillarienhafte Struktur im Zentrum her-

auskommt. Das Sekundärholz zeigt, wie bei den Lepidophyten überhaupt, Treppenverdickung auf den Radial- und den Tangentialwänden der Zellen. Die Markstrahlen des Holzkörpers sind zum Teil dick, schon mit bloßem Auge auffallend, indem sie den Holzkörper in einzelne „Holzkeile“ zerlegen<sup>1)</sup>; neben diesen Primärmarkstrahlen treten noch zahlreiche feine sekundäre auf. Die Markstrahlzellen zeigen teilweise spiralförmige Verdickungen, also ähnlich wie im Sekundärholz von *Lepidodendron*. Außen an den Holzkörper anschließend sind Reste des Kambiums und Phloëms höchst selten wahrnehmbar, auch die dann folgende, lakunöse Mittelrinde ist nur sehr mangelhaft bekannt. Dagegen ist die Außenrinde meist gut erhalten. Bei jungen Exemplaren zeigt sich die Außenrinde aus gleichförmigem großzelligem Parenchym bestehend; die hypodermale Region zeigt kleinere Zellen, durch ein sklerotisches Band von dem Innenteil der Außenrinde getrennt. In diesem Innenteil begann sehr bald Peridermbildung, anscheinend hauptsächlich zentripetal. Im ausgewachsenen Stadium zeigt so *Stigmaria* eine dicke Rinde. Das Periderm war jedoch offenbar nicht verkorkt, da es weiter mit in die Dicke wuchs. Phellogen-Spuren hat man auch gefunden. Das Hypoderm mit den Parenchymzellen und dem sklerotischen Streifen darin bleibt auch in alten Exemplaren deutlich.

Interessant sind die anatomischen Verhältnisse der Appendices. Sie entspringen im Primärholz und gehen in je einem dicken Primärstrahl nach außen. Jedes der Appendices zeigt ein einziges Leitbündel, das meistens frei innerhalb des gewebelosen Zentrums im Querschnitt sichtbar ist. In zahlloser Menge — es sind die gemeinsten Fossilien in den Torfdolomiten — bemerkt man diese Appendices die Pflanzenmassen der Torfdolomite kreuz und quer durchziehend (vergl. Fig. 2), wo sie offenbar also ebenfalls in autochthoner Lagerung erhalten sind, von 1 mm bis etwa 1 cm Durchmesser. Während man beim Verlauf durch den Stamm noch öfter Reste des inneren Rindengewebes in den Appendices wahrnimmt, ist solches bei den freien Exemplaren verschwunden, und offenbar haben diese zum großen Teil die Struktur eines hohlen Schlauches gehabt. Gelegentlich hängt aber das zentrale Bündel noch durch einen Geweberest mit der Außenrinde zusammen. Fig. 195 zeigt solche Exemplare; die sonstige Struktur derselben (Außenrinde, Epidermalbildungen) ist ebenfalls sichtbar. In solchen Fällen konnte F. E. WEISS (Ann. Bot. 16, 1902, S. 559) das Vorhandensein von einer

<sup>1)</sup> Der Marksteinkern von *Stigmaria ficoïdes* zeigt „lepidodendroide“ Struktur; die dicken Primärmarkstrahlen geben in Tangentialansicht den Holzteilen einen undulierten (gewissermaßen anastomosierenden) Verlauf. Der Marksteinkern zeigt daher etwa spiralförmig stehende Wülste, den Primärstrahlen entsprechend, und dazwischen längsgestreifte Partien, den Holzteilen selbst entsprechend. Bei *Stigmariopsis* ist der Markkern einfach längsgestreift („sigillarioid“).

Art „Transfusionsgewebe“ (spiral verdickte Zellen) in der Außenrinde und dem zum Leitbündel verlaufenden Gewebestückchen nachweisen. Phloëm umgibt das Xylem des Bündels, das aus einer Anzahl großzelliger Tracheiden besteht; öfter ist eine einzige Gruppe von Protoxylem sichtbar. Sekundärholz fehlt, nur beim Durchgang durch die Rinde im Stamm zeigen sich Andeutungen davon. Sich gabelnde Exemplare sind nicht selten auch strukturbietend gefunden worden; z. B. zeigt Fig. 2 links unten ein solches, kenntlich durch die zwei Leitbündel.

*Stigmariopsis* (Fig. 179) ist in strukturbietenden Stücken nicht bekannt, doch meint SOLMS-LAUBACH (*Stigmariopsis* 1894, S. 7), daß eine



Fig. 195. Appendices von *Stigmaria ficoïdes*, quer durchschliffen; das Leitbündel und der gewebefreie Raum in den Appendices ist deutlich sichtbar. Vergr.

der von RENAULT aus dem Autuner Permokarbon angegebenen, aber noch nicht näher beschriebenen Stigmarien (*St. flexuosa*) zu jener gehört, besonders wegen der sigillarioiden Marksteinkerne, die wir bereits oben als charakteristisch für *Stigmariopsis* im Gegensatz zu den „lepidodendroiden“ von *St. ficoïdes* angegeben hatten.

Eine mit *Bothrodendron* in Zusammenhang gebrachte *Stigmaria* hatten wir schon S. 210 erwähnt. Interessant ist diese mit starkem Sekundärholz versehene Form durch deutlichen Besitz von zentripetalem Primärholz, das den Stigmarien in den Torfdolomiten meist fehlt, aber von RENAULT bei verschiedenen Formen aus dem Autuner Permokarbon nachgewiesen ist.

Über die vergleichende Morphologie von *Stigmaria* ist viel gestritten und geschrieben worden. Obwohl die Stigmarien-Körper unterirdische Organe sind, tragen sie doch wenig Rhizomartiges an sich. Der Besitz eines Marks, die blattähnliche Stellung der Appendices sind alles andere als wurzelartig. Ebenso merkwürdig sind in mancher Beziehung die Appendices selbst, die doch die eigentlichen Wurzeln gewesen sein müssen. Die Art des Abganges, die Stellung der Narben erinnert an Blätter, in gleicher Weise die Auffindung eines „Transfusionsgewebes“ (siehe oben) in den Appendices, und neuerdings auch einer Art von Parichnos (s. WEISS, Ann. Bot. XVI, 1902, S. 559); Wurzelhaare kennt man bei ihnen auch nicht. Andererseits ist die große Analogie mit den Wurzeln von *Isoëtes* zu bemerken, die ganz wie die *Stigmaria*-Appendices gebaut sind, auch die Form des „hohlen Schlauchs“ haben; auch die von *Selaginella* sind analog. Auch das eigentümlich gegabelte *Psilotum*-Rhizom ist zum Vergleich mit *Stigmaria* herangezogen worden. Bei den lebenden Lycopodiaceen ist oft der Unterschied zwischen Stamm und Wurzel auch nicht so groß wie bei höheren Pflanzen, und dies kann vielleicht manchen Gegensatz zwischen den Lepidophytenstämmen und *Stigmaria*-Körpern überbrücken. Bei dieser Sachlage erscheint es nicht so wichtig, ob man die Appendices „metamorphosierte Blätter“ oder Wurzeln nennt, deren Funktion sie doch gehabt haben müssen, und ob man die Stigmarienkörper als Rhizome bezeichnet oder nicht. Viel wichtiger wäre es zu erfahren, in welcher Weise nun eigentlich die Entwicklung einer solchen *Stigmaria* und des darauf sitzenden Lepidophytenbaumes vor sich gegangen ist; darüber wissen wir aber nichts Genaueres. Die von GÖPPERT angegebene Entwicklung der *Stigmaria* aus einem rundlichen klumpigen Primärstück müßte wohl noch weiter geprüft und neues Material hierzu gesammelt werden; nach SOLMS-LAUBACH (Palaeophytologie, S. 300) war das GÖPPERTSche Material viel minderwertiger als es seine Abbildungen zeigen (Permflora 1864, S. 190).

### Isoëtineae

Nur eine Familie: *Isoëtaceae*. Diese in der heutigen Flora bedeutungslose Familie hat speziell durch die Beziehungen zu den Lepidophyten ein größeres Interesse bekommen. Es sind unscheinbare Kräuter, mit kurzem Stämmchen, das Andeutungen von Dickenzuwachs zeigt, und mit zahlreichen linealen, an der Basis verbreiterten Blättern mit Ligula. Die Sporangien sitzen an der Oberseite der Sporophylle an der Basis in eine Grube eingesenkt, die Sporangien sind durch „Bälkchen“ (Trabeculae) gefächert. Außen sitzen die Sporophylle mit Makro-, innen die mit Mikrosporangien. Die Sporen werden nach dem Abwerfen der Sporophylle durch deren Zersetzung frei (Fig. 161). Es sind z. T. sub-

aquatisch, z. T. amphibisch, auch ganz auf dem Trocknen lebende Kräuter; unser *I. lacustris* lebt auf dem Grunde von (Gebirgs-)Seen.

Fossile Reste aus dieser Familie selbst sind ebenfalls angegeben worden und werden z. T. mit *Isoëtes* selbst vereinigt, z. T. als *Isoëtites* MÜNST. em. SEW. und *Isoëtopsis* SAP. bezeichnet. Nach der Meinung vorsichtiger Autoren ist es besser, die Gattung *Isoëtites* zu benutzen, da auch die im allgemeinen als am wenigsten zweifelhaft geltenden *Isoëtites Choffati* SAP. aus der unteren Kreide am besten nicht einfach als *Isoëtes* bezeichnet werden. Auch aus dem Tertiär sind einige Reste zu den Isoëtaceen gezogen worden, wie *Isoëtopsis* SAP., indes erscheint die Sachlage hier weniger befriedigend. —

Mit der Familie wird von NATHORST ein interessantes Fossil aus dem Schonenschen Rhät in nähere Verbindung gebracht: *Lycostrobus Scotti* NATH. (Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 43, 3, 1908). Es ist ein auf einem Stiel terminal sitzender Zapfen, der zuerst für einen männlichen Cycadeenzapfen galt, bis NATHORST mit Hilfe der Mazerationsmethode nachwies, daß es sich um einen heterosporen Lycopodineenzapfen handelt. Die Makrosporen sind über  $\frac{1}{2}$  mm groß, die Mikrosporen 36—50  $\mu$ ; letztere kamen zu Gruppen geballt vor, so daß sie an die „massulae“ von *Azolla*, einer Salviniacee, oder an die durch die „trabeculae“ getrennten Mikrosporangienaggregate von *Isoëtes* erinnern. Die Form und das Äußere der Sporen, die wahrscheinliche Organisation der Mikrosporangien nach Art der von *Isoëtes* sind die Gründe, weshalb NATHORST eine nähere Verwandtschaft mit den Isoëtaceen für *Lycostrobus* annahm. Es soll eine krautige, nicht baumförmig-holzige Pflanze gewesen sein.

Im Habitus, in der Ausbildung einer zapfenförmigen Blüte hat die Pflanze äußerlich wenig *Isoëtes*-artiges; sie macht den Eindruck einer unverzweigten, einfachen Pflanze und erinnert dadurch sofort an eine andere, plumpe, aber sehr interessante mesozoische Gruppe, die ebenfalls oft mit *Isoëtes* in Verbindung gebracht wurde und deshalb hier anhangsweise mitbehandelt sein soll.

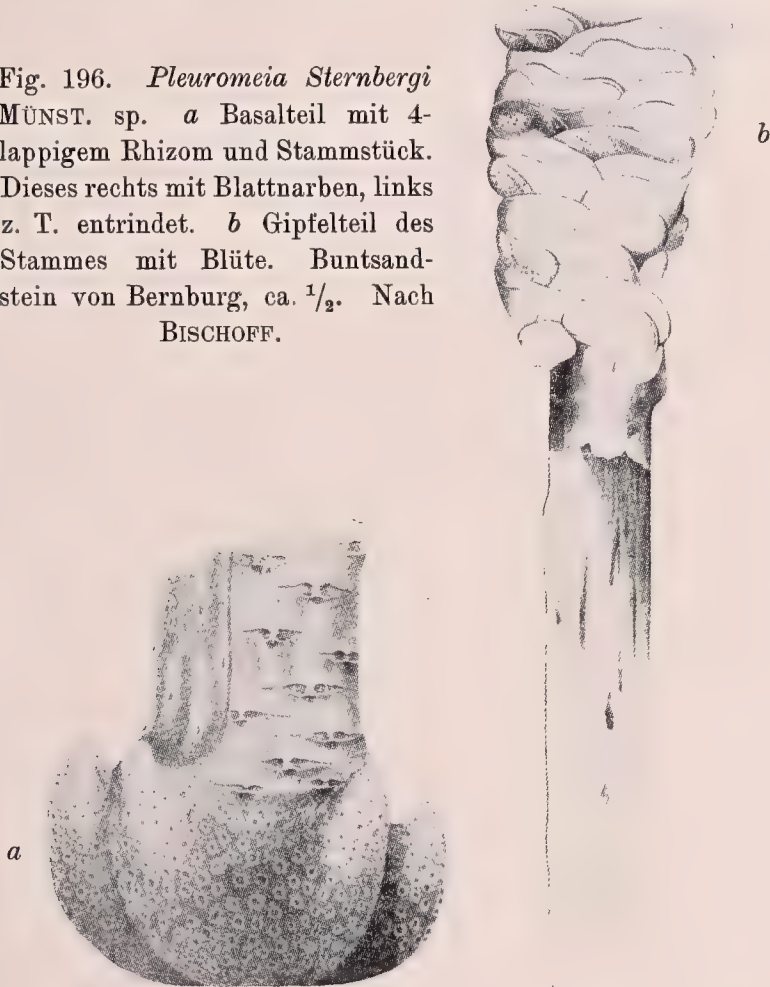
### Anhang. Pleuromeiaceae

Die Familie ist durch die Gattung *Pleuromeia* CORDA selbst vertreten. Ursprünglich für eine Sigillarie gehalten, ist sie erst später als eine besondere Gruppe repräsentierend erkannt worden. Es sind unverzweigte, bis 10 cm dicke und 1 m hohe Stämmchen, von der Basis sich etwas nach oben verjüngend. Die knollig angeschwollene Basis (Fig. 196 a) zeigt vier durch schnelle Gabelung hervorgerufene Lappen, die mit kleinen, stigmarioïden Narben dicht bedeckt sind. Bei autochthonen Exemplaren sieht man von den Knollen kleine „Appendices“ in das Gestein ausstrahlen. Die Stammoberfläche ist selten erhalten und zeigt locker stehende, im ganzen an Subsigillarien erinnernde Blatt-



narben, jedoch ohne die drei Närbchen, vielmehr sind sie bei *Pleur.* durch eine vertikale Linie „halbiert“. An den meisten Stämmen sieht man keine Blattnarben, sondern den Leitbündellauf zeigende, z. T. entrindete Stücke (Fig. 196 *a* links oben, auch *b* unten). Zapfenförmige endständige Blüten sind auch bekannt; sie zeigen dicht gedrängte Sporophylle, die nach SOLMS je ein großes Sporangium an der Unterseite gehabt haben. Sporen hat man auch damit in Verbindung gebracht. Im Zentrum des Stammes hat SOLMS einen auf ein Mark

Fig. 196. *Pleuromeia Sternbergi* MÜNST. sp. *a* Basalteil mit 4-lappigem Rhizom und Stammstück. Dieses rechts mit Blattnarben, links z. T. entrindet. *b* Gipfelteil des Stammes mit Blüte. Buntsandstein von Bernburg, ca.  $\frac{1}{2}$ . Nach BISCHOFF.



deutenden Steinkern beobachtet, von dem schräg aufwärts zu den Blattnarben dünne Kanäle verlaufen, offenbar den Leitbündeln entsprechend; strukturbietende Stücke sind nicht bekannt. Außer *Pleuromeia Sternbergi* MÜNST. sp., die sich im oberen Buntsandstein Deutschlands verbreiteter zeigte, ist noch *Pl. oculina* BLANKENHORN sp. zu nennen, ebenfalls aus dem Buntsandstein, anscheinend eine zweite Art der Gattung.

Man nimmt *Pleuromeia* gewöhnlich als „Nachläufer“ der Lepidophyten im Buntsandstein in Anspruch, doch ist das nur mit Einschränkung annehmbar; sie stellt einen ganz besonderen Typ dar, und ob der Stamm sekundäres Dickenwachstum hatte, ist recht zweifelhaft.

Es war jedenfalls eine recht merkwürdige Pflanze, die für recht trockene Standorte zu sprechen scheint, jedenfalls den Eindruck einer Xerophyten macht. Sie ist als „Wüstenpflanze“ im Hinblick auf das Vorkommen im Buntsandstein recht wohl denkbar. Blätter kennt man noch nicht von ihr. Ihr Vorkommen ist im mittel- und süddeutschen oberen Buntsandstein beobachtet, auch in Französisch-Lothringen.

### Anhang: Lepidospermae<sup>1)</sup>

Nachdem sich unter den früher zu den Farnen gerechneten Karbonpflanzen samentragende Gewächse gefunden haben, ist es nicht wunderbar, daß man unter anderen Pteridophyten des Palaeozoikums Formen gefunden hat, die sich durch eine samenhafte Organi-

sation ihrer weiblichen Fruktifikationsorgane als eine Art Samenpflanzen ausgewiesen haben. Dies ist zunächst der Fall bei einigen Lepidostroben, bei denen die Makrosporangien eine durchaus samenartige Beschaffenheit annehmen (vergl. SCOTT, Phil. Trans. Roy. Soc. B., 194, S. 291). Wir beschäftigen uns zunächst mit

*Lepidocarpon* SCOTT (Fig. 197).

Das Fossil, in einer Reihe von Exemplaren bekannt, hat durchaus die Struktur eines *Lepidostrobus*: eine Zentralachse trägt spiralig angeheftete Sporophylle, die je ein Sporangium auf der Oberseite tragen, das ziemlich der ganzen Länge nach angeheftet ist; am distalen Ende des Sporangiums zeigt sich eine Ligula, hinter der das Sporophyll eine kurze Spreite aufwärts sendet. Das Besondere

an dem Zapfen ist allein die Struktur der Sporangien, von denen bisher mit Sicherheit nur Makrosporangien („Samen“) bekannt sind. Im jungen Zustand ist praktisch kein Unterschied von einem gewöhnlichen *Lepidostrobus* da; im reifen Zustand dagegen zeigt die Struktur der Makrosporangien

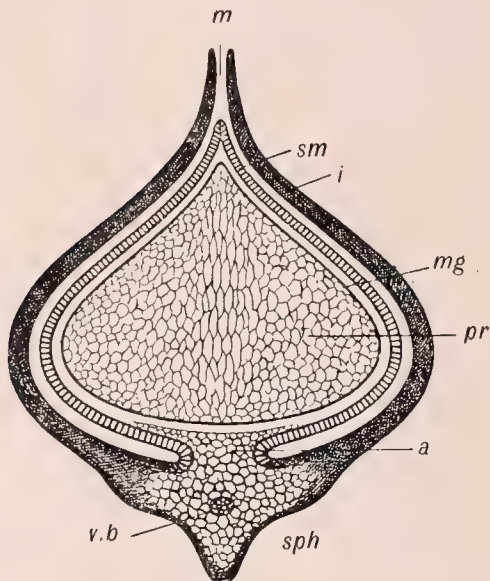


Fig. 197. *Lepidocarpon Lomaxi* SCOTT, schematisierter Querschnitt (senkrecht zum Sporophyll). *Sph* Sporophyll, *v.b* Leitbündel desselben; *i* Integument, *m* Mikropyle, *sm* Makrosporangium-Wand, *a* Basis des Sporangiums, *mg* Außenhaut der Megaspore, *pr* Prothallium. Nach SCOTT, etwas vergr.

<sup>1)</sup> Analog der Bildung des Namens Pteridospermae hat L. F. WARD die Namen Lepidospermae, Calamospermae gebildet; für letztere, die richtiger Calamitospermae heißen würden, sind allerdings noch keine Repräsentanten bekannt und nach Lage der Sache auch kaum zu erwarten; dagegen erscheint der Name *Lepidospermae* für *Lepidocarpon* und *Miadesmia* recht passend, ist allerdings bisher noch nicht dafür benutzt worden.

Besonderheiten. Nur eine Makrospore kommt zur Entwicklung und füllt fast den ganzen Innenraum aus; gelegentlich sieht man noch verkümmerte Reste der übrigen Makrosporen. Außerdem zeigt sich die Ausbildung eines Integuments, das von dem Sporophyll aus gebildet wird; etwa in der Mitte der Sporangiumoberseite bleibt ein feiner Schlitz frei: die Mikropyle. Das Integument wird nicht durch Umstülpen freier Sporophyllränder um das Makrosporangium gebildet, sondern es sind vom Sporophyll neugebildete Gewebeteile, die um das Sporangium herumwachsen. Auffallenderweise hat man keine Übergänge von dem jungen Stadium des (nackten) Sporangiums zu dem reifen, mit Integument versehenen, finden können. Reife, abgefallene Makrosporangien, nunmehr also als Samen anzusprechen, hatte man früher schon als Samen beschrieben (*Cardiocarpon anomalum* WILLIAMSON). In einem Exemplar hat SCOTT Prothalliumgewebe gefunden, aber ohne deutliche Archeogonien; ein Embryo wurde (wie bei *Lagenostoma*) nicht gefunden. Ver-

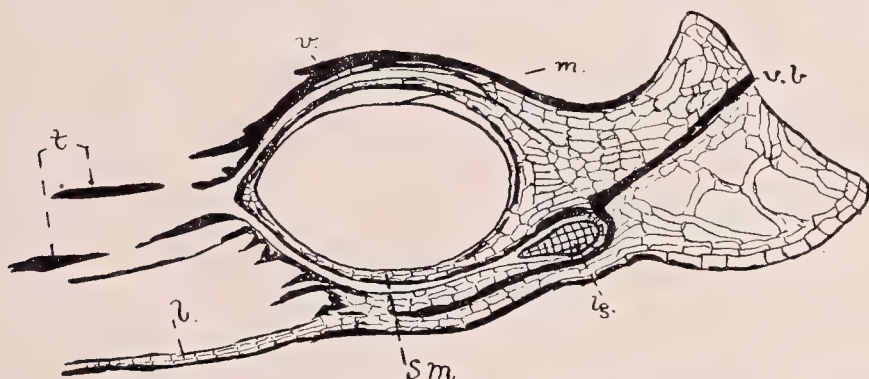


Fig. 198. *Miadesmia membranacea* C. EG. BERTRAND. Radialschliff. *vb* Gefäßbündel des Sporophylls, *lg* Ligula, *m* Außenmembran der Makrospore, *sm* Sporangium-Wand, *v* Integument, *l* Sporophyllspreite, *t* haarige Fortsätze des Integuments. Aus SCOTT.

gesellschaftet mit *Lepidocarpon Lomaxi* fand SCOTT einen männlichen Zapfen mit Mikrosporen in den Sporangien, der vielleicht das männliche Organ der Pflanze darstellt. Auffällig bei den Sporangien ist, daß sie ebenfalls, allerdings nur teilweise, von einem Auswuchs der Sporophylle eingehüllt waren, der bei den Samen das Integument bildete. *Lepidocarpon Lomaxi* SCOTT kommt im unteren Teil des mittl. Prod. Karbons von Lancashire vor, eine andere Art (*L. Wildianum* SCOTT) im Unterkarbon von Burntisland. *Lepidocarpon* hat offenbar ein hohes Interesse für die Frage der Abstammung der zapfentragenden Gymnospermen.

*Miadesmia membranacea* C. EG. BERTRAND (vergl. besonders BENSON, Phil. Trans. Roy. Soc. 199, 1908, S. 409). Während man für *Lepidocarpon* nach Analogie von *Lepidostrobus* die Zugehörigkeit zu einer baumförmigen oder doch größeren Pflanze annehmen kann, handelt es sich bei *Miadesmia* (Fig. 198) um ein kleineres, krautiges Gewächs. Die Pflanze besaß einen zarten, unregelmäßig gabelig verzweigten Stamm,

mit spiralig gestellten Blättchen, mit ziemlich großer Ligula; im Zentrum des Stammes befindet sich ein einziges Leitbündel (daher der Name). Die Blätter standen vielleicht in vier Reihen, dann also ähnlich wie bei *Selaginella*, am Rande waren sie feinbehaart. Man fand später zu dieser Pflanze einen weiblichen Zapfen, mit locker gestellten Sporophyllen. Jedes Sporophyll zeigt ein Makrosporangium, das an der Oberseite des Sporophylls am proximalen Ende angeheftet ist, eine einzige Makrospore enthaltend, die den ganzen Raum ausfüllt. Wie bei *Lepidocarpon* ist das Sporangium von einem Integument eingehüllt; die Mikropyle sitzt am distalen Ende (ein orthotroper Same also). Das Integument zeigt lange haarige Fortsätze, die vielleicht beim Festhalten des Pollens eine Rolle gespielt haben. Abortierte Makrosporen wie bei *Lepidocarpon* wurden nicht beobachtet. Das Integument ist auch hier sporophyllogen, und trotz der großen Verschiedenheit der Pflanzen zeigt die Organisation des primitiven Samens bei beiden Genera große prinzipielle Übereinstimmung. Auch diese interessante Pflanze stammt aus den englischen Torfdolomiten. —

Rückblick auf die *Lycopodiales*. Legen wir uns die Frage vor, mit welchen lebenden *Lycopodiales* die Hauptmasse der karbonischen Lepidophyten, also die Lepidodendren, Bothrodendren und Sigillarien, am nächsten verwandt sind, so kann die Antwort nicht zweifelhaft sein: mit den Isoëtaceen. Zwar bieten habituell *Lepidodendron* und *Bothrodendron* mit Lycopodien mehr Übereinstimmendes, besonders jüngere beblätterte Zweige, indes ist diese Ähnlichkeit nur eine äußere, da die Lycopodiaceen keine Ligula und nur einerlei Sporen besitzen. Dagegen bieten sie mit *Isoëtes* trotz der Unscheinbarkeit dieser Pflanzen um so mehr Analogien, die äußerlich nur verhüllt werden durch das Fehlen eines nennenswerten Stammes bei *Isoëtes*, der ja der Länge nach stark reduziert erscheint. Stellen wir die verwandten Merkmale übersichtlich nebeneinander, so erhalten wir ein Bild, wie es in der Tabelle S. 239 dargestellt ist.

Die Tabelle spricht mehr als lange Auseinandersetzungen für sich selbst; in der Tat haben gerade die Verhältnisse der fossilen Lepidophyten der unscheinbaren Isoëtaceenfamilie zu einem noch größeren Interesse verholfen, als dies ehemals der Fall war. Speziell sind es die wenig oder unverzweigten Sigillarien, bei denen die Beziehungen zu *Isoëtes* besonders eng sind, so daß man bis zu gewissem Grade *Isoëtes* als gestauchte oder stark reduzierte Sigillarie ansehen kann, wo infolge der außerordentlichen Reduktion des Stammes fertile und sterile Blätter in der gleichen Region erscheinen und nicht mehr besondere Zapfen ausgebildet werden; beachtenswert ist für *Sigillaria* und *Isoëtes* noch die Bemerkung ZEILLERS (Ann. Sci. nat. 6, 19, S. 278,

Merkmale	Lepidophyten	Isoëtaceen
Sekundäres Dickenwachstum im Stamm	vorhanden	wenn auch nur schwach, so doch vorhanden
Heterosporie	vorhanden	vorhanden
Ligula	vorhanden	vorhanden
Wurzeln	Stigmaria-Appendices	Wurzeln ganz ähnlich wie die Stigmaria-Appendices gebaut
Wurzeln	ohne Wurzelhaare	ohne Wurzelhaare
Stammbasis	+ vierlappig, durch schnelle sukzessive Gabelung, die nachher in größeren Abständen erfolgt. Öfters ist die Vierlappigkeit verdeckt	vierlappig
Stammleitbündel	zentral, z. T. mit Mark	zentral
Blatt	langlineal, mit einem (selten zwei) Leitbündeln	langlineal, ein Leitbündel

1884), daß die Sporen von *Sigillaria* wahrscheinlich auf ähnliche Weise frei wurden wie bei *Isoëtes*, nämlich durch Zerfall der einhüllenden Membranen; er fand nämlich niemals Spuren der Abdrücke der großen Makrosporen an den Blättern der Sigillarienzapfen und andererseits keine Spur einer Wand eines Sporangiums, das doch an den Lepidophyllen so deutlich sichtbar ist. Neben diesen wichtigsten ligulaten Lepidophyten hat man neuerdings noch eine Anzahl anderer kennen oder länger bekannte genauer kennen gelernt, und da ist es recht bemerkenswert, daß unter diesen ebenfalls baumförmigen Formen sich eine Anzahl befinden, die durch das Fehlen einer Ligula von den genannten abweichen und die deshalb, wenigstens z. T. von uns aus den eigentlichen Lepidophyten herausgenommen wurden (*Cyclostigma* u. *Pinakodendron*, *Porodendron*); unter diesen ist am merkwürdigsten *Pinakodendron*, da es keine zu Zapfen vereinigten Sporophylle besitzt, diese vielmehr an Zweigen oder Ästen sitzen, die den vegetativen gleich sind, sich eben nur durch das Auftreten von Sporophyllen zwischen den gewöhnlichen Blättern unterscheiden. Einige andere Formen zeigen sich im Äußeren so abweichend von allen vorigen, daß sie besonders behandelt werden mußten, wie *Omphalophloios*; *Asolanus* zeigt bis zu gewissem Grade Merkmale von *Lepidodendron* und *Sigillaria*. Eigenartig ist das Dickenwachstum des Lepidophytenstammes bei denjenigen Formen, bei denen man es hat untersuchen können, nämlich Lepido-

dendraceen, Sigillariaceen, Bothrodendraceen; es ist durchaus nicht immer ein sekundärer Holzkörper vorhanden, und wenn dieses der Fall ist, so spielt er — außer bei *Stigmaria* — nur eine geringe Rolle im Vergleich zu der mächtigen Rinde, die die eigentliche Masse des Stammes darstellt, durch ein phellogenartiges Gewebe in die Dicke wächst und zugleich in den peridermatischen Außengeweben die Hauptfestigungsgewebe des Stammes bietet. Auffällig ist der Mangel einer Borkenbildung bei diesen Stämmen; die Epidermalgewebe werden nicht (durch subepidermale Peridermbildung) abgestoßen, sondern wachsen ständig mit in die Dicke, wie die unveränderten und keinerlei nennenswerte Auslöschungserscheinungen zeigenden Oberflächenskulpturen der Stämme beweisen; nur bei alten *Sigillaria*-Stämmen, wenigstens an deren Basen, wurden die Rindenskulpturen abgeworfen und die „subepidermale“ *Syringodendron*-Form hat dann die primäre Stammoberfläche gebildet.

Auffällig ist die starke Abweichung der anatomischen Verhältnisse der Stigmarien von denen der Stämme der Lepidophyten; einmal das starke Sekundärholz der Stigmarien, sodann der Mangel an zentripetalem Primärholz bei der gewöhnlichen *Stigmaria* sind hier zu nennen. Indes haben wir bei einigen von RENAULT angegebenen und bei der von WEISS als zu *Bothrodendron* gehörig betrachteten *Stigm.* doch Zentripetalholz, so daß dieses auch den „Rhizomen“ nicht ganz fehlt.

Die mit dem Permokarbon erlöschende Lepidophytenfamilie hat in späteren Formationen keine Angehörigen mehr aufzuweisen. Die Pleuromeien des Buntsandsteins, ursprünglich als Sigillarien angesehen, werden häufig zu eng an die Lepidophyten angeschlossen, obwohl wir dazu viel zu wenig von ihnen, besonders in anatomischer Hinsicht, wissen; abweichend von den übrigen *Lycopodiales* soll das Sporangium hier an der Unterseite der Sporophylle gesessen haben. Sie können jedoch wohl als ein Glied der Kette *Sigillaria-Isoëtes* gelten. Dies kann man auch von *Lycostrobos* aus dem Rhät sagen, über den S. 234 Näheres zu finden ist.

Neben dieser Reihe Lepidophyten-Isoëtaceen scheinen die Selaginellineen eine weitere Parallel-Entwicklungsreihe darzustellen. Schon im Palaeozoikum finden wir in den Selaginelliten Formen, die — trotz einiger Abweichungen — in der Beblätterung, der Heterosporie, ganz wie unsere lebenden Formen erscheinen, und wenn man will, kann man *Miadesmia* als eine zur samenartigen Organisation fortgeschrittene Form dieser Reihe auffassen; dann hätte sie seit dem Palaeozoikum eigentlich keine großen Fort- und Rückschritte gemacht, sondern die Entwicklung wäre hier sehr langsam gegangen oder hätte sich bereits seit langem stabilisiert. Man kennt ja zwar nichts von der Entwicklungsgeschichte der fossilen Makrosporen im Vergleich zu den heutigen, und das Gesagte gilt natürlich in dieser Beziehung mit Beschränkung; indes ist gerade bei

den Selaginelliten die Analogie mit den Selaginellen verblüffend und ohne weiteres durchsichtiger als bei *Isoëtes* und den Lepidophyten.

Interessant ist besonders im Hinblick auf die Pteridospermen, daß auch bei den *Lycopodiales* einige Formen zu einer samenhaften Struktur des Makrosporangiums sich fortentwickelt haben; wir hatten eben schon für die Selaginelliten-Reihe dies für *Miadesmia* erwähnt. Für die Lepidophyten gilt es in ähnlicher Weise, und es ist sogar deszendenztheoretisch außerordentlich befriedigend, in *Lepidocarpon* einen *Lepidostrobis* zu kennen, der — jung nicht von einem gewöhnlichen *Lepidostrobis* zu unterscheiden<sup>1)</sup> — erwachsen die *Lepidocarpon*-Samenform zeigt, in der übrigen Organisation aber natürlich ein *Lepidostrobis* bleibt. Der *Lepidocarpon*-Zapfen besitzt offenbar ein großes Interesse in der Frage der Ableitung der Koniferen von den *Lycopodiales*, wie sie z. B. SEWARD und POTONIE vertritt.

Am unbefriedigendsten ist die Ahnenreihe der Lycopodiaceen; man erkennt aus den dahingerechneten Vorfahren (S. 187), daß die Entwicklung wohl in noch höherem Grade als bei *Selaginella* auf dem toten Punkt angelangt ist, indem die fossilen nichts nennenswert anderes zeigen, als die lebenden.

Die Verhältnisse der Zentralstele bei den Lepidophyten erinnern an die bei den Osmundaceen und Zygopterideen betrachteten; es gibt Formen mit solidem Zentralleitbündel und solche, bei denen im Zentrum ein Mark vorhanden ist; bei *Lepidodendron* kommt beides vor, ersteres offenbar das Primitivere; bei den Sigillarien nur das letztere. Außerdem bietet *L. vasculare* eine Form mit gemischtem Mark (Parenchym mit Hydroïden). *Ulodendron* und anscheinend überhaupt die „ulodendroiden Zweige“ zeigen auch die zweireihige Bezweigungsform der Zygopterideen, und auch die sofortige Gabelung der Zweige beim Austritt aus dem Stamme oder der Hauptachse, ein Verhältnis, das noch bei *Protospitys* wiederkehrt (S. 142).

Trotz aller Verschiedenheiten und Besonderheiten der einzelnen Gruppen bieten doch die *Lycopodiales* ein gut geschlossenes Ganze, und es ist besonders im Hinblick auf die Fossilien eine Einteilung wie sie ENGLER im Syllabus, 5. Aufl., hat, die der von uns gewählten entspricht, der neueren Anordnung vorzuziehen (z. B. VIII. Aufl.), wo *Psilotales* und *Isoëtales* den *Lycopodiales* gleichgeordnet erscheinen; letztere erscheinen dadurch von den Sigillarien zu entfernt und zu selbständig. Bei den *Psilotales* dürften die SCOTT-BOWERSchen Anschauungen maßgebend gewesen sein.

<sup>1)</sup> Hatte doch MASLEN in seiner bekannten *Lepidostrobis*-Arbeit ihn als var. von dem gewöhnlichen *Lepid. oldhamius* behandelt.

## Gymnospermae, Nacktsamer

Im Vorhergehenden hatten wir schon eine Anzahl von Pflanzengruppen mitbehandelt, die genau genommen in das Gymnospermenkapitel hineingehören, wie die *Cycadofilices*, die S. 144 behandelten Typen und die *Lepidospermae*; die Gründe, weshalb diese Formen im voraus<sup>1)</sup> (bei den Pteridophyten) behandelt wurden, sind z. T. äußerlich, z. T. rein praktische Fragen des Zusammenhangs, wie das an den betreffenden Stellen auch gesagt wurde (S. 70, 131). Wir werden sie hier also nicht weiter zu behandeln haben, lassen sie aber in der Gesamtübersicht über die Gymnospermen mit figurieren, wodurch gleichzeitig die Übersicht erleichtert wird.

### Gymnospermae, Übersicht

#### I. Pteridosperm(at)ophyta

Gewächse mit mehr oder weniger pteridophytenhaften Charakteren, aber Samen tragend oder mit durchaus samenartiger Organisation des Makrosporangiums (sind schon vorn behandelt).

a) *Cycadofilices* oder *Pteridospermae*. Pflanzen mit Charakteren der *Filicales* (Farne) im Äußeren; in der Anatomie mit Charakteren von Gymnospermen (meist im Stamm) und von Farnen (besonders in der Anatomie der Nebenachsen; s. S. 126).

b) *Lepidospermae*. Pflanzen mit der Organisation der *Lycopodiales* (s. S. 236).

#### II. Cordaitales

a) *Cordaitaceae*, Cordaitenbäume. Bäume mit (araucarioöider) Koniferenholzstruktur, großem, gefächertem Mark; Blätter groß, langlineal bis lanzettlich, paralleladrig. Blüten zu ährenartigen Blütenständen vereinigt, männliche und weibliche getrennt, äußerlich meist einander ähnlich. Männliche Blüten mit Antheren zwischen Hochblättern, mit etwa 3—6 Pollensäcken; weibliche mit je einer orthotropen Samenanlage, ebenfalls zwischen Hochblättern auf kurzem Stiel. Pollenkörner mit prothallösem Innengewebe, Samen cycadoïd, mit Pollenkammer (wie bei Ia).

b) *Mesoxylaceae*. Im ganzen in der Stammbeschaffenheit wie a, jedoch etwas Zentripetalholz im Stamm vorhanden und die Blattbündel mit Sekundärzuwachs des Zentrifugalholzteils. Blüten ähnlich *Cordaitanthus*, wenigstens im allgemeinen Aufbau. Anscheinend bedeutend kleinere Pflanzen als *Cordaites*.

<sup>1)</sup> Es ist wegen der Hineinziehung dieser Gymnospermentypen in jenes Kapitel eine Gesamtüberschrift: Pteridophyten vorne unterblieben.



### III. Cycadophyta

Cycadeenartige Gewächse. Stamm zylindrisch oder knollenförmig, mit sekundärem Dickenwachstum, bedeckt mit einem Panzer von Blattfüßen, wenig verzweigt oder unverzweigt. Blätter meist lederig, meist fiederig zerteilt, meist nur einmal gefiedert, aber auch (bei gewissen fossilen) unzerteilt. Fiedern seitlich-obewärts inseriert. Blüten endständig (am Gipfel des Stammes einen Schopf bildend) oder zwischen den Blattfüßen stammbürtig, mit oder ohne Blütenhülle, zwittrig oder diöcisch.

a) *Bennettitales*. Es wird bisher nur eine Familie, *Bennettitaceae*, unterschieden, doch werden wahrscheinlich bei der Verschiedenheit der dahin gerechneten Formen mehrere anzunehmen sein. Stamm mit sekundärem Dickenwachstum des Holzes, mit Mark; Oberfläche durch einen Panzer von Blattfüßen gebildet, zwischen denen die Blüten sitzen, die zwittrig oder z. T. diklinisch, vielleicht auch z. T. diöcisch waren. Blütenbau im einzelnen sehr verschieden. „Blütenhülle“ vorhanden, aus spiraligen Hüllblättern bestehend oder glockenförmig. „Staubfäden“ oft 1—2 mal fiederig. Das Andröceum besteht z. T. aus gefiederten Staubfäden; bei älteren Formen auch aus einfachen der „Hülle“ angewachsenen Staubbeuteln, oder diese sind zu einem zusammenhängenden Organ verwachsen.

Das Gynöceum sitzt auf konvexer Achse, besteht aus gestielten bis sitzenden Fruchtblättern mit endständigen Samen, die ein Integument besitzen und einen zweilappigen (dikotylen) Embryo zeigen. Zwischen den Fruchtblättern zahlreiche sterile blattartige Gebilde (Interseminalschuppen), die am Gipfel keulig verdickt und außen verwachsen sind zu einem stark kutinisierten „Panzer“ mit charakteristischer feiner Felderung, in der Durchtritte für die Mikropylarröhren frei bleiben. Blätter meist einmal gefiedert, seitlich oberwärts inseriert; Epidermiszellen davon mit (immer?) undulierten, welligen Zellenwänden.

Nur fossil bekannt, vom Keuper bis zur unteren Kreide.

b) *Cycadales*. Familie: *Cycadaceae*. Stamm wie vorher; Blätter meist einmal gefiedert, meist einaderig, selten fiederadrig oder zweimal fiedrig. Blüten diöcisch. Männliche Blüten zapfenförmig, mit vielen Pollensäcken auf der Unterseite. Weibliche Blüten meist auch zapfenförmig; bei *Cycas* einzelne Fruchtblätter, mit je 1, seltener 2—4 Samenanlagen links und rechts. Nucellus mit Pollenkammer am Gipfel. Bei der Befruchtung findet Spermatozoidbildung statt. Blütenhülle fehlend. Samenanlage vor der eigentlichen Befruchtung abfallend. In der Rinde verzweigte Schleimgänge. Seit dem Rhät-Jura bis heute.

Anhang: *Podozamiteae* (s. Text).

c) *Nilssoniales*. Stamm nicht bekannt. Blätter schopfförmig stehend, unregelmäßig gefiedert oder unzerteilt. Blattspreite oberwärts inseriert

mit fiederiger feiner Aderung; die gegenüberstehenden Spreitenhälften fast bis zur Berührung genähert, meist zarter als bei den obigen Formen, mit geradlinig begrenzten Epidermiszellen. Männliche Blüten nicht bekannt; Samen zwischen den Blattschöpfen, eiförmig-elliptisch, meist mit harzartigen Körperchen unter der Exine. Vom Keuper bis zum Wealden, auch noch in der oberen Kreide.

#### IV. Ginkgophyta,

Ginkgoartige Gewächse. Stamm vom Koniferentypus. Langtriebe und Kurztriebe vorhanden. Laubblätter fächerförmig geadert, ganz bis eingeschnitten bis fein zerteilt. Blüten zweihäusig. Staubblätter mit 2 bis etwa 6 Pollensäcken, Befruchtung mit Spermatozoidenbildung, ähnlich wie bei den Cycadaceen. Samenanlagen orthotrop, ein bis mehrere an einer gemeinsamen Achse sitzend. Bei der lebenden *Ginkgo biloba* tritt Befruchtung erst in der abgefallenen Samenanlage ein.

a) *Ginkgoales* mit der Familie

*Ginkgoaceae*. Zu den *Ginkgoaceae* rechnet man sowohl die lebende Art (*Ginkgo biloba*) wie die mit feiner fächerförmig zerteilten Blättern bekannten fossilen Formen, bei denen die Blütenverhältnisse im ganzen ähnlich gewesen zu sein scheinen.

b) Anhang:

1. Pflanzen, die besonders durch unzerteilte Blätter von den obigen abweichen, mit ihnen aber durch mancherlei Charaktere verbunden sind, wie *Phoenicopsis*, *Eretmophyllum*, *Ginkgodium* usw., die äußerlich aber auch an die *Cordaätales* erinnern. Blüten sind durchweg unbekannt.
2. Blätter, die nach der Zerteilung der Blattspreite an Ginkgophyten-Blätter erinnern, aber doch durch verschiedene Umstände eine Sonderstellung einnehmen wie *Psymphyllum*, *Rhipidopsis*.

#### V. Coniferae,

Zapfenträger oder Nadelbäume. Stamm verzweigt, ohne Gefäße im Holzkörper, dieser sekundär in die Dicke wachsend. Blätter meist schmal, lineal bis lanzettlich. Blüten eingeschlechtig, ohne Blütenhülle, meist zapfenförmig. Befruchtung ohne Spermatozoidenbildung.

Seit dem Rotliegenden (ob schon früher?)

a) *Taxaceae*, Eibengewächse. Weibliche Blüte mit wenigen oder einem Fruchtblatt, mit 1—2 Samenanlagen. Samen steinfruchtartig. Vielleicht schon im Rhät-Lias.

b) *Pinaceae*. Männliche und weibliche Blüten zapfenförmig. Samen zwischen den Fruchtblättern verborgen, mit lederiger oder holziger Schale.

1. *Araucarieae*. Blätter spiralig, Fruchtblätter einfach, mit einer (anotropen) Samenanlage. Schon im Rotliegenden Verwandte.
2. *Taxodiaceae*. Blätter spiralig. Fruchtblätter einfach oder nur andeutungsweise in Frucht- und Deckschuppe gegliedert. Samenanlagen 2—8. Vielleicht schon im Zechstein.
3. *Cupresseae*. Blätter gegenständig oder quirlig. Etwa seit dem Jura.
4. *Abieteeae*. Blätter spiralig. Fruchtblätter in Deck- und Fruchtschuppe gegliedert, erstere oft viel kleiner als letztere. Samenanlagen 2. ? Seit dem Rhät; häufig seit der Unterkreide.

*Gnetales*. Im Holz Gefäße vorhanden; Blüten und Blütenhülle. Blätter einfach, gegenständig, z. T. netzadrig. Von manchen mehr den Angiospermen genähert. Fossil noch nicht erkannt.

## I. Pteridospermophyta

(s. vorn S. 70, 124).

## II. Cordaitales.

### a) Cordaitaceae, Cordaitenbäume.

*Cordaïtes* UNGER. Die Cordaiten (benannt nach dem Botaniker und Palaeobotaniker CORDA) sind große Bäume mit einer für gymnosperme Bäume fremdartigen Tracht wenigstens von der heutigen Flora aus gesehen. Sie gehören zu den best bekannten fossilen Pflanzen; man kennt von ihnen Stämme, Wurzeln, Blätter, Blüten, und zwar ist auch von all diesen Organen die Anatomie bekannt. Das Hauptverdienst in der Erforschung sowohl der Einzelheiten wie der Zusammenhänge der Einzelteile dieser Bäume gebührt den Franzosen RENAULT und GRAND'EURY, die allerdings durch sehr günstige Verhältnisse und Materialien unterstützt wurden; GRAND'EURY durch die prachtvollen und stetig neue Objekte zutage fördernden Tagesaufschlüsse der französischen Zentralbecken, RENAULT durch die berühmten strukturbietenden Kiesel von Autun, Grand-Croix usw.<sup>1)</sup>, in denen, wie SOLMS-LAUBACH sagt (Einleit. S. 108), die Cordaitenblätter „in Masse schichtenweise gerade so übereinander liegen wie die nassen Buchenblätter am Boden unserer Laubwälder“.

Die Cordaiten sind vom Kulm durchs Prod. Karbon (gemein) bekannt bis zum Rotliegenden. Nach Ansicht einiger Forscher gehören

<sup>1)</sup> Die „Flore fossile du bassin de la Loire“ von GR. EURY (1877) und „Structure comparée d. qu. tiges etc.“ von RENAULT (1879), sowie dessen zusammenfassende Flora von Autun und Epinac 1896 bieten beredtes Zeugnis für die Unsumme des verarbeiteten Materials und die Unermüdlichkeit dieser Autoren.

auch noch gewisse mesozoische Typen hierher, was man jedoch nur mit Einschränkung annehmen kann; wir werden diese anhangsweise behandeln.

Das, was die Cordaiten so gymnospermenfremd erscheinen läßt, sind die Blätter, auf die die Gattung eigentlich gegründet ist: lange, mehr oder weniger breite bis schmale, längsadrige Blätter von Monokotylenhabitus, weswegen die Cordaiten auch früher für Monokotyledonen gehalten wurden. Daß man es nicht mit solchen zu tun hat, lehrt schon die Stammanatomie, die durchaus koniferenartig ist, wie wir gleich sehen werden; später wurde auch die Organisation der Blüten bekannt, die den Untersuchungen RENAULTS zu danken ist; sie sind durchaus gymnospermenartig, und zwar erinnern sie besonders an Cycadeen im Aufbau der Samenanlage. Das Aussehen eines aus seinen Einzelheiten rekonstruierten Cordaitenbaumes zeigt das Titelbild. Wir wenden uns nunmehr zur Beschreibung der einzelnen Organe.

Stamm. Die Rinde der Cordaiten ist ziemlich glatt, und zeigt keine nennenswerten Skulpturen; an weniger alten Zweigen (*Cordait-cladus*) bemerkt man jedoch die Abfallstellen der einzeln stehenden breiten Blätter in Form von quer gestreckten, elliptischen Narben; sonst ist die Stammoberfläche von *Cordaites* im Abdruck kaum bemerkenswert. Dagegen kennt man in kohligter Erhaltung noch eine andere charakteristische Form der Stämme oder Äste: die Erhaltung des Markkörpers, der sowohl isoliert als von kohligten Resten des Stammes umhüllt gefunden wird. Das dicke Mark der Cordaitenstämme weist eigentümliche, ziemlich enge Querfächerung auf, wie sie heute noch im Mark von Juglandaceen, Euphorbiaceen u. a. vorkommt; der große Markraum führte wie bei den Calamiten usw. sehr leicht zur Bildung von Marksteinkernen, die ein sehr charakteristisches Äußere haben und unter dem Namen *Artisia* (*Sternbergia*) schon lange bekannt waren (Fig. 199); die Natur der Artisien kam durch Struktur zeigende Stücke heraus, bei denen der Markkörper noch vom Holz umgeben war (WILLIAMSON, Mem. Manch. Lit. Phil. Soc. II, 9, 1851).

Wichtiger für die Kenntnis der Stämme sind natürlich die strukturbietenden Stücke, auf Grund deren die Anatomie des Stammes genau bekannt ist. Der Stamm setzt sich zusammen aus einem Mark-, Holz- und Rindenteil. Von der gefächerten Markstruktur hatten wir bereits eben gesprochen. Der Holzkörper, ausschließlich zentrifugal entwickelt, ist durchaus koniferenartig gebaut. Im Primärholz erblickt man eine allerdings relativ breite Zone von spiral- und netzförmig verdickten Zellen, die bald von solchen mit Hoftüpfelverdickung abgelöst werden, aus denen sich dann das ganze übrige Holz gleichförmig zusammensetzt. Die Hoftüpfelung zeigt den sogenannten araucarioiden Typus, d. h. die Hoftüpfel stehen dicht gedrängt über- und alternierend nebeneinander, sich gegenseitig abplattend und daher hexagonale Form bei mehreren Reihen

annehmend. Dieser Typus wird araucarioid genannt, weil er heute allein bei den Araucarien noch vorkommt (*Araucaria* und *Agathis*). Im Gegensatz dazu steht die moderne oder opponierte Hoftüpfelung, bei der die Hoftüpfel getrennter und bei Mehrreihigkeit etwa in gleicher Höhe



Fig. 199. *Artisia*,  
Marksteinkern eines Cordaiten-Stammes.

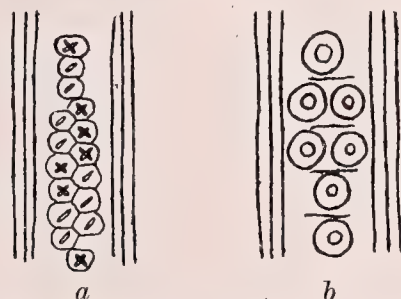


Fig. 200. Koniferenzellen *a* mit araucariöider, *b* mit „moderner“ Hoftüpfelstellung; zwischen d. Hoftüpfeln die (wagerechten) Sanioschen Streifen. Stark vergr.

stehen; zwischen den übereinanderstehenden Hoftüpfeln findet man in diesem Fall oft die sogenannten „Sanioschen Streifen“ („rims of Sanio“)<sup>1)</sup>. Fig. 200 *a* und *b* zeigen die beiden Formen nebeneinander. Die araucariöide Tüpfelung ist die primitivere und ältere; im Palaeozoikum zeigen diesen Typus viele Gymnospermen-Holzkörper, so die Cordaiten, viele *Cycadofilices*, die Walchien, usw.; er besagt also nichts über die nähere Stellung der betr. Pflanzen im System und kann als primitiver, der Netz- und Treppenverdickung nächststehender Typus gelten; heute kommt er, wie gesagt, unter den Coniferen nur bei den Araucarien vor. Die moderne Hoftüpfelung tritt erst viel später auf, im Mesozoikum, etwa im Jura, und aus der unteren Kreide kennen wir Formen, die Übergänge zwischen beiden Tüpfelungsformen zeigen. Vgl. GOTHAN, Sitzgsber. Natf. Freunde, 1907, S. 13; Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 42, 10, 1907, S. 26. Wir werden im folgenden bei den Gymnospermen überhaupt die Bezeichnungen „araucariöide“ und „moderne“ Hoftüpfelung in dem genannten Sinne benutzen.

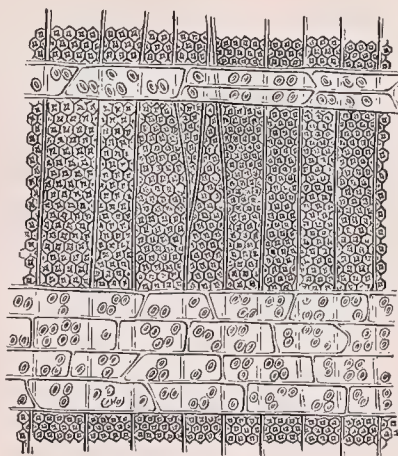


Fig. 201. Radialschliff durch Cordaitenholz (*Dadoxylon Brandlingi* L. u. H. aus dem Rotliegenden. Nach SCHENK.

<sup>1)</sup> Die JEFFREYSche Schule, bei der die „rims of Sanio“ eine große Rolle spielen, nennt sie gewöhnlich „bars of Sanio“ (Saniosche Balken), eine jedoch irrthümliche Bezeichnung, da die Sanioschen Balken etwas ganz anderes sind.

Kehren wir nunmehr zu unserem Cordaitenholz zurück. Fig. 201 zeigt den Radialschliff eines solchen Holzes in stärkerer Vergrößerung. Die Hoftüpfel bedecken — abweichend von den heutigen Araucarien und überhaupt den jüngeren Formen mit dieser Hoftüpfelung — die Radialwände ganz, und man glaubte früher, daß man darin ein Kennzeichen des Cordaitenholzes gegenüber den anderen araucarioiden Hölzern des Palaeozoikums gefunden habe. Dies ist jedoch nicht der Fall; wie Verf. nachwies, kommen auch Cordaitenhölzer, d. h. solche mit *Artisia*-Mark vor, bei denen nur ein Teil der Wand der Zellen bedeckt ist. Man nennt die Hölzer mit araucarioider Tüpfelung überhaupt *Dadoxylon* ENDLICHER, wofür später der Name *Araucarioxylon* KRAUS eingesetzt wurde, aber unrechter Weise. Man würde sonach in der Lage sein, araucarioid gebaute palaeozoische Koniferenhölzer mit *Artisia*-Mark als sicher zu den Cordaiten gehörig zu erkennen. Neuerdings hat man aber auch bei dem nahe verwandten *Mesoxylon* sowie bei dem den *Pityae* (S. 142) nahestehenden *Megaloxylon* SEWARD gefächertes Mark entdeckt, so daß Vorsicht geboten ist. Die große Überzahl der *Artisia*-Hölzer gehört nach wie vor jedoch zu *Cordaites*.

Bei Nichterhaltung des Marks und der den Holzkörper passierenden Blattbündel können Formen wie die *Pitys*- und *Calamopitys*-Arten leicht mit *Cordaites* oder *Dadoxylon* vermengt werden, wie es auch mehrmals der Fall war.

Zuwachszonen fehlen dem Holzkörper wie den in die Dicke wachsenden Gewächsen unseres Karbons überhaupt; der ganze Holzkörper ist aus gleichförmigen Zellen zusammengesetzt. Wie bei anderen Hölzern dieses Baues, durchziehen parenchymatische Markstrahlen das Holz, die manchmal mehrere Zellen dick sind. Phloëm und Kambialregion sind um den Holzkörper beobachtet; die innere Rinde ist parenchymatisch mit Sekretions-(Gummi?)kanälen; die äußere Rinde zeigt ziemlich tief einwärts dringende subepidermale Sklerenchymbänder, eine Struktur, wie wir sie schon bei Pteridospermen (S. 138) als *Sparganium*-Struktur kennen gelernt hatten.

Die Wurzeln der Cordaiten sind anatomisch ebenfalls bekannt und durchaus wie Wurzeln eines Koniferenstammes mit sekundärem Dickenzuwachs gebaut. Sie waren unter dem Namen *Amyelon radicans* WILL. bekannt. Das Primärholz ist meist triarch, das Sekundärholz folgt darum herum nebst Rinde (Parenchym und Periderm).

Neuerdings hat OSBORN (Ann. Bot. 23, 1909, S. 603) bei kurzen Seitenwurzeln von *Cordaites* in der inneren Rinde Pilzhyphen führende Zellen gefunden und darauf die Annahme gegründet, daß es sich um eine endotrophe *Mycorrhiza* handelt. Wir hatten hierauf schon S. 33 (Fig. 16 d) hingewiesen.

Blätter. Die Blätter (vergl. Fig. 202), auf die ursprünglich allein der Name *Cordaïtes* UNGER gemünzt war, gehören zu den häufigsten Karbonfossilien. Es sind lange, lineale bis lanzettliche, stumpfe oder zugespitzte Blätter von zum Teil beträchtlicher Länge (wohl bis 1 m lang), die von lauter parallelen, selten gegabelten, feinen gleichgearteten Adern durchzogen sind, jedoch ohne Querverbindungen; bei gewissen sehr häufigen Formen findet man zwischen den Hauptadern noch ein bis mehrere feine, was neben der Form der Blätter zur Artunterscheidung dient. GRAND'EURY hat die Blattformen der Cordaïten in drei Gruppen eingeteilt: *Cordaïtes* i. e. S., der zugleich als Gesamt-„Gattung“ gilt, mit breiteren Blättern, die zwischen den Hauptadern noch feinere „Adern“ führen; *Dorycordaïtes* mit lauter gleichen feinen Adern, lanzettlicher und zugespitzter Form; *Poacordaïtes* mit sehr schmalen und langen, grasähnlichen Blättern. Im Karbon selber spielen die Blätter der ersten Sorte die Hauptrolle, während die andern mehr im Permokarbon dazutreten.

Die Anatomie der Cordaïtenblätter ist ebenfalls gut bekannt; sie sind z. B. in den Torfdolomiten gar nicht selten, außerdem aber z. B. in Menge in den Kieselsteinen von Grand' Croix (s. oben) u. a. vorhanden. Fig. 203 zeigt den Querschnitt einiger Cordaïtenblätter. Man erblickt die querdurchschnittenen Leitbündel zweier Adern, die unten und oben von Skelettelementen begleitet sind. Bei manchen Typen findet man außerdem zwischen den Leitbündeln noch subepidermale weitere Baststränge (Fig. 203 oben), und diese sind es, die bei den oben erwähnten Formen von *Cordaïtes* i. e. S. die feinen „Zwischenadern“ erzeugen; dies sind also gar keine eigentlichen, d. h. mit einem Leitbündel zusammenhängende Adern, daher auch „Scheinadern“ (fausses nervures). Bei manchen Cordaïtenblättern ist das Palisadengewebe sehr deutlich ausgebildet (Fig. 203 unten), bei anderen wieder gar nicht. Das Bemerkenswerteste an dem *Cordaïtes*-Blattleitbündel ist die Diploxylyie des Hydroms, die in den Figuren deutlich sichtbar ist. Der der Achse zugekehrte Holzteil ist großlumig, der andere Teil kleinlumig, bogenförmig im Querschnitt; das Phloëm liegt nach außen. Wir hatten schon bei *Myeloxylon* diesen cycadeoiden Charakter erwähnt, der bei den Cordaïtenblättern aber viel ausgesprochener ist. Transfusionsgewebe ist auch von Cordaïten-

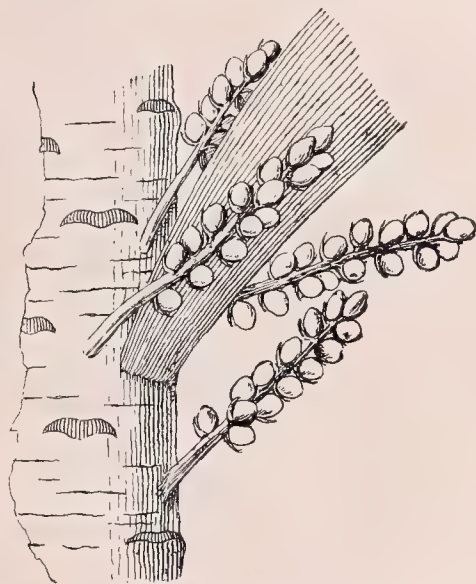


Fig. 202. *Cordaïtes*-Zweigstück mit Blattnarben, einem ansitzenden Blatte und 4 Blütenständen (*Cordaïanthus*). Rekonstruiert, etwa  $\frac{2}{3}$ . Nach GR. EURY.

blättern bekannt. Stomata hat man anscheinend nur an der Unterseite gefunden.

Das größte Interesse bieten bei den Cordaiten die ebenfalls durch RENAULT, GRAND'EURY und BERTRAND bekannt gewordenen Blütenverhältnisse. Als Abdrücke sind die Blüten nicht selten und prä-

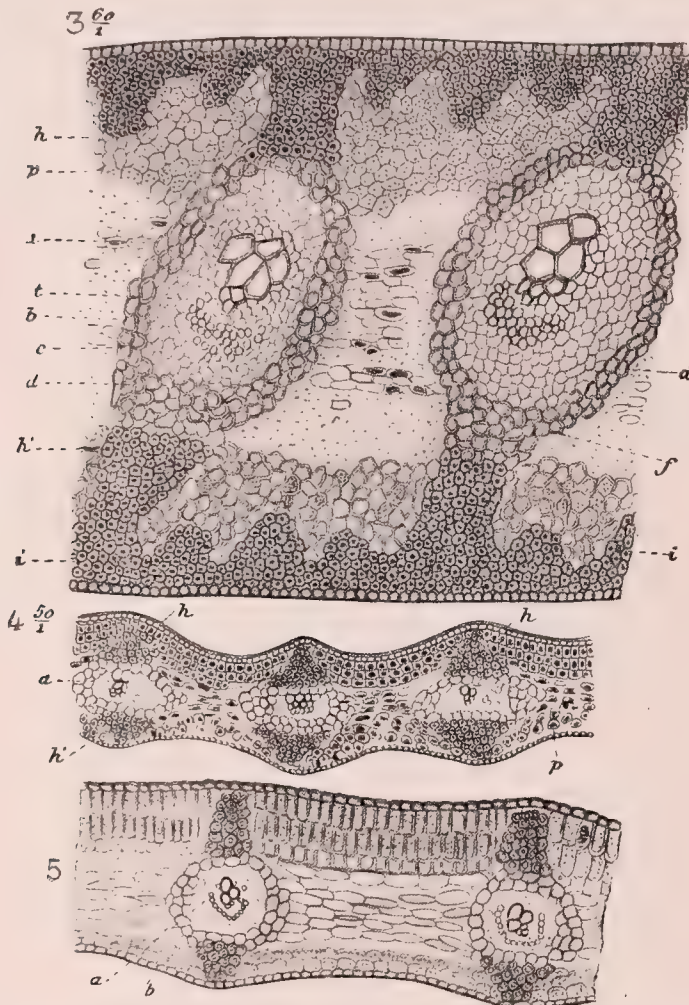


Fig. 203. Querschliff durch einige *Cordaites*-Blattformen. Oben: *C. angulosostriatus* (?). Mitten: *C. rhombinervis*. Unten: *C. lingulatus*. *a* und *b* die beiden Xylementeile des diploxylen Leitbündels; *h*, *h*<sub>1</sub> und *i* hypodermale Baststränge des Blattes; *p* Mesophyll; *d* Leitbündelscheide; *c* Phloem, *t* Protoxylem. Die unteren 2 Formen ohne feinere Bastzwischenstränge; die unterste mit deutlichen Palisadenzellen. Permo-karbon von Gr. Croix. Nach RENAULT.



Fig. 204. *Cordaitanthus* (vergl. auch Fig. 202). Jede Blüte von einem Hochblatt gestützt. Äußere Ansicht eines kohlig erhaltenen Stückes („Abdruck“). Prod. Karbon.

sentieren sich meist in Form von länglich-ährenförmigen, zweizeiligen Blütenständen, wie Fig. 204. Eine Reihe von knospenartigen, mit Brakteen versehenen Köpfchen stehen in der Achsel von Hochblättern; man erkennt meist nichts weiter an den „Köpfchen“ und kann auch selten unterscheiden, ob es sich um männliche oder weibliche handelt, die, wie die strukturbietenden Reste lehrten, getrennt waren. In einigen



Fällen jedoch hat man entwickelte Samen in den Knospen steckend gefunden. Man bezeichnet diese Blüten als *Cordaianthus*; bei *Cordaianthus Pitcairniae* L. u. H. hingen die Samen an verlängerten Stielen frei aus den Blütenbrakteen heraus. Die Samen waren z. T. flach eiförmig, etwas geflügelt, also vom *Samaropsis*-Typus; häufiger hatten sie

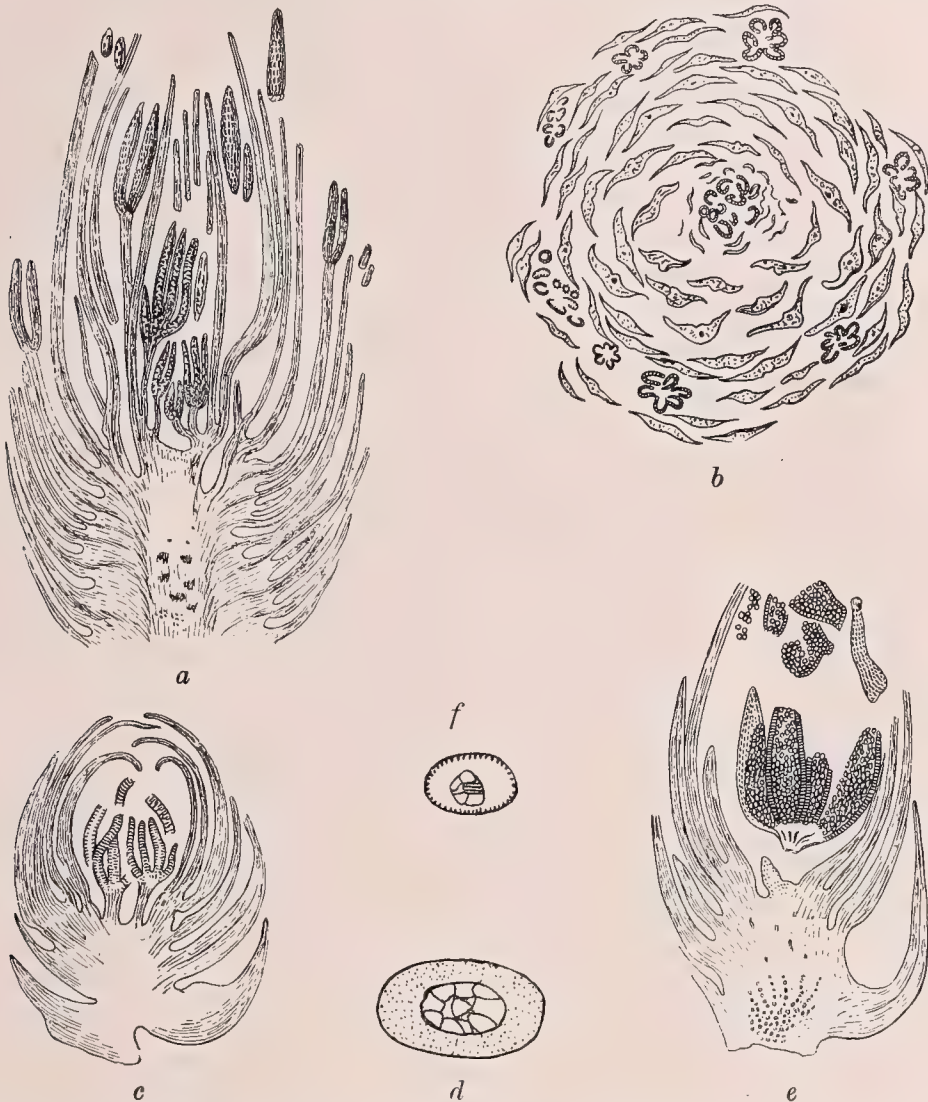


Fig. 205. Männliche Blüten von *Cordaites*; *a*, *c*, *e* Längsschliffe, die „Antheren“ mit den Pollensäcken inmitten von Hochblättern; *b* Querschliff, desgl.; *d*, *f* einzelne Pollenkörner mit prothallösem Innengewebe, *f* aus einem geschlossenen Pollensack, *d* aus der Mikropyle von Fig. 207. *a*, *b*, *e* etwa  $\frac{6}{11}$ , *c*  $\frac{14}{11}$ , *d*, *f*  $\frac{140}{1}$ . Kiesel von Gr. Croix (Permokarbon). Nach RENAULT.

jedoch Herzform (*Cordaïcarpus* H. B. GEIN.). Man hat die *Cordaianthus*-Blüten öfter noch an den Stengelorganen ansitzend gefunden; sie saßen hier zwischen den gewöhnlichen Blättern (Fig. 202), ohne besondere Hochblätter.

Die strukturbietenden *Cordaianthus*-Reste sind von RENAULT eingehender beschrieben worden (Struct. comparée etc. 1879), z. T. von

C. EG. BERTRAND neuerdings nachgeprüft worden (Bull. Soc. Sc. Nancy, 1911). Die Zugehörigkeit dieser in den Kieseln von Grand' Croix gefundenen Blüten zu den Cordaiten ist zweifellos erwiesen.

Männliche und weibliche Blüten sind getrennt. Die männlichen bestehen (Fig. 205) aus einer ziemlich dicken Achse mit spiraligen

Brakteen, zwischen denen am Gipfel die Staubfäden stehen, die je 3, 4 oder mehr vertikal gestreckte Staubbeutel<sup>1)</sup> tragen; diese öffnen sich durch Längsriß und sind z. T. mit Pollen darin beobachtet (Fig. 205 e). Die Pollenkörner waren sehr charakteristisch, ziemlich groß, etwa 0,5 mm,

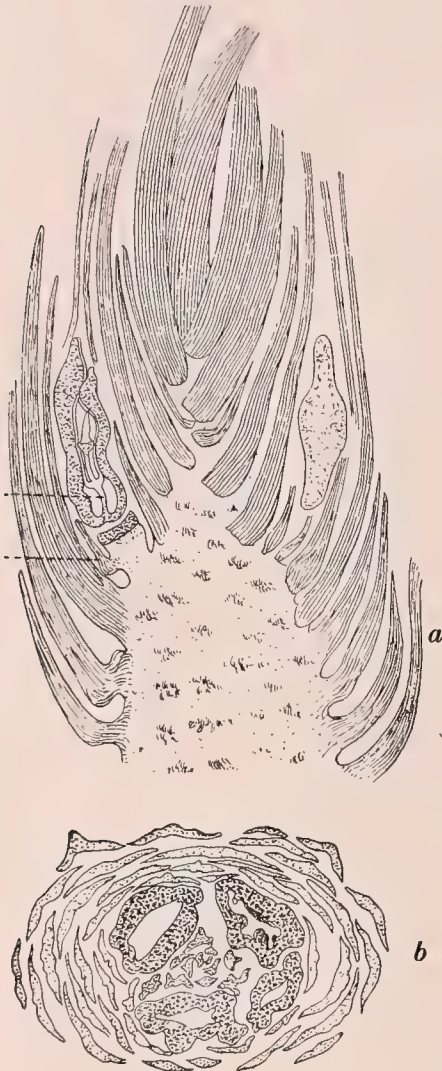


Fig. 206. Weibliche Blüten von *Cordaites*. *a* Längsschliff, 2 Samenanlagen zwischen Hochblättern zeigend; *b* Längsschliff mit 4 Samenanlagen zwischen Hochblättern.  $6-8/1$ . Fundort wie Fig. 205.

Nach RENAULT.

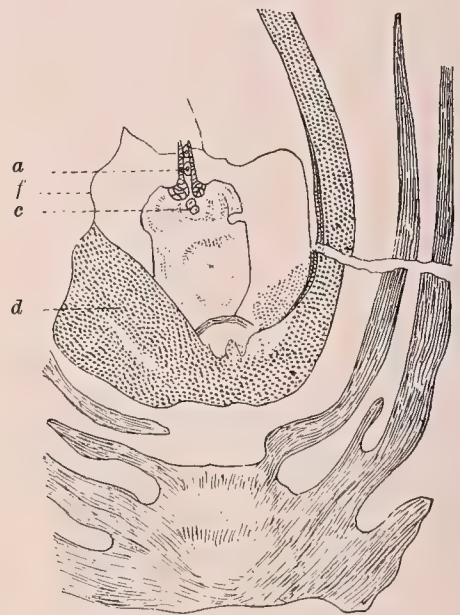


Fig. 207. Längsschliff durch eine einzelne weibliche Blüte. *a* Pollenkörner in der Mikropyle (*f*), *c* desgleichen in der Pollenkammer; der Nucellus ist deutlich sichtbar, ebenso das Integument (*d*). Unten der kurze Stiel mit den Hochblättern. Ca.  $24/1$ . Nach RENAULT.

<sup>1)</sup> Hierbei ist zu bemerken, daß morphologisch nach SOLMS-LAUBACHS Meinung auch daran gedacht werden kann, die oben „Staubfäden“ genannten Organe als Blüten anzusehen, und jeden Pollensack mit einem Staubgefäß zu homologisieren (Einleit. S. 116). Man kann, wenn man, wie wir hier, diese Organe als Staubfäden mit mehreren Staubbeuteln auffaßt, sie mit denen von Ginkgophyten homologisieren, wo 2 bis etwa 6 Staubbeutel an jedem Filament auftreten, letztere Zahl normalerweise bei fossilen Formen.

ellipsoidal in der Form; im Innern bemerkt man öfter ein prothallöses Gewebe (Fig. 205 *d, f*).

Die weiblichen Blüten, den männlichen äußerlich fast gleich, bestehen aus einer dicken Achse (Fig. 206, 207), ebenfalls mit spiralig gestellten

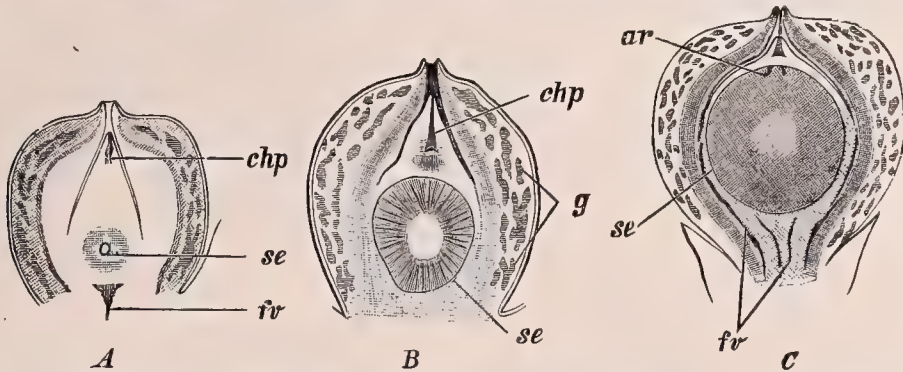


Fig. 208. Samenanlagen von *Cycas circinalis* im Längsschnitt. *se* Keimsack, bei *B* z. T., bei *C* ganz von Endosperm erfüllt; *ar* Archegonien; *chp* Pollenkammer am Gipfel des Nucellus; *fv* Leitbündel; *g* Gummigänge. Zum Vergleich mit Fig. 207 und 209 (Aus WARMING).

Brakteen besetzt; in den Achseln einiger stecken die orthotropen Samenanlagen, je in Einzahl auf dem Gipfel eines kleinen Stieles sitzend, der selbst einige Brakteen trägt. Jede Samenanlage zeigt 1 Integument<sup>1)</sup>. Nucellus ist deutlich (Fig. 207), und es ist eine Pollenkammer wie so oft bei den palaeozoischen Samen sichtbar, wieder an die Struktur der Cycadeensamen (und auch an *Ginkgo*) erinnernd, die eine solche besitzen (Fig. 208).

Bei einem Exemplar konnte RENAULT noch Pollenkörner in der Mikropyle nachweisen (Fig. 207); die Bildung eines Pollenschlauches ist jedoch nicht wahrnehmbar, ebensowenig wie bei anderen derartigen palaeozoischen Ovula. Auch hier fehlt aber der Embryo; den man ja auch bei Pterido-

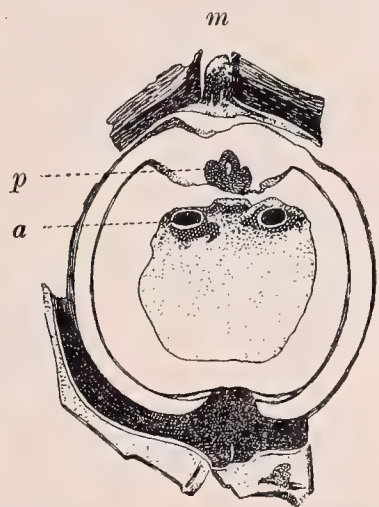


Fig. 209. *Cardiocarpus sclerotesta* BRONGN., Längsschliff, zu den Cordaitales gerechnet. *m* Mikropyle, *p* Pollenkammer, *a* Archegonien. Permokarbon von Autun. Nach BRONGNIART.

<sup>2)</sup> Nach BERTRAND, a. a. O. S. 46, 1911. RENAULT hatte 2 Integumente angegeben, was nach BERTRAND auf einem Irrtum beruht. Nach ihm gehören als Samen zu dem von RENAULT angegebenen Typus die als *Diplostesta* BRONGNIART beschriebenen Samen. Im reifen Zustand zeigten sie eine fleischige Hülle (Sarcotesta) wie bei *Ginkgo* u. a., und darunter ein sklerotisiertes Tegument (Sklerotesta). Allerdings besteht ja auch für die Samen lebender Cycadeen wohl zwischen den Forschern noch keine Einigkeit, ob man bei diesen Sarcotesta und Sklerotesta als zwei Integumenten entsprechend oder durch Differenzierung aus einem Integument hervorgegangen ansehen soll.

spermensamen, bei *Lepidocarpon* usw. vermißt; möglicherweise hat es überall denselben Grund (S. 131).

Abb. 209 zeigt die Struktur eines zu den *Cordaïtales* gerechneten Samens, bei dem die Pollenkammer, Mikropyle und Archegonien sichtbar sind. Die Struktur nähert sich auch hier der vieler Pteridospermen-samen, und hat auch mit der der Cycadeensamen Verwandtes.

#### b) Mesoxylaceae

In der 2. Aufl. seiner Studies (1909, S. 511) machte SCOTT unter dem Namen *Poroxydon Sutcliffi* einen Stammrest bekannt, der mit *Poroxydon*, das wir gleich näher kennen lernen werden, den Sekundärzuwachs im Zentrifugalteil der Blattspuren und den Besitz eines kleinen Teils von Zentripetalholz an der Markkrone des Stammes teilt. Später erkannte man, daß besonders durch das fächerige, *Artisia*-artige Mark ein davon abweichender und näher an *Cordaïtes* stehender Typus vorlag, der als *Mesoxylon* bezeichnet wurde, insofern er eine Mittelform zwischen den *Poroxydon* und *Cordaïtes* und auch bis zum gewissen Grade zwischen den *Pityae* und *Cordaïtes* darstellte. Die Stämme, bisher durchweg bedeutend kleiner als bei *Cordaïtes*, zeigen ein großes querfächeriges Mark, dessen Außenzone besonders widerstandsfähig ist. Das Holz ist von araucarioidem Aufbau, jedoch von *Cordaïtes* durch den oben genannten Charakter des zentripetalen Primärholzes sowie durch den Sekundärzuwachs des zentrifugalen Holzteils der Blattspuren abweichend. Diese stehen mit den Primärbündeln an der Markkrone in Verbindung und vereinigen sich nach dem Durchlaufen des Sekundärholzes früher oder später mit ihnen. Die Rinde zeigt außen *Sparganium*- oder *Dictyoxylon*-Struktur. Die Blätter dürften im Prinzip denen von *Poroxydon* oder *Cordaïtes* geähnelt haben. Die von SCOTT und MASLEN, der 1911 (Ann. Bot. 25, S. 381) die erste ausführliche Beschreibung des Genus gab und dessen Stellung genauer definierte, ausgesprochene Verwandtschaft mit den Cordaïten ist neuerdings von SCOTT selbst (Ann. Bot. 38, 1919, S. 1ff.) weiterhin erhärtet worden, indem er nachwies, daß ein fertiler Seitensproß einer *Mesoxylon*-Art (*M. multirame*) zweizeilig gegliedert und mit aus kurzen Blättern bestehenden „Knospen“ besetzt war, d. h. im ganzen durchaus den Typus von *Cordaïanthus* zeigte. Hiermit ist jedenfalls die Stellung des Genus noch klarer und fester geworden als vordem, so daß wir es ohne Bedenken in die Gesamtgruppe der Cordaïten einreihen können. *Mesoxyla* sind hin und wieder in den Torfdolomiten Englands gefunden worden und kommen sicher auch bei uns vor.

### Mit den Cordaïteen verwandte oder in Verwandtschaft gebrachte Gruppen

*Poroxylon* REN., ist ursprünglich nur in strukturbietenden Stücken aus dem französischen Permokarbon bekannt, während neuerdings GRAND'EURY die Blätter auch in Abdrücken erkannt zu haben glaubt. Die Stämme besitzen ein Mark, darum herum einen Holzkörper mit sekundärem Dickenwachstum; die einzelnen Holzteile zeigen zentrifugales Sekundär- und zentripetales Primärholz, das eine Art Markkrone bildet. Der Holzkörper ist von dem Phloëm (die Siebröhren konnten mit Siebstruktur beobachtet werden!) und der parenchymatischen Rinde umgeben, die zu äußerst „Sparganum“-Struktur zeigt. Die Primärbündel gehen als Blattspur nach außen; jedes besteht aus einem doppelten Leitbündel wie bei *Lyginodendron*. In den Blättern ist sowohl Zentripetal- wie Zentrifugalholz gut entwickelt; außen liegt das Phloëm an. Die Blätter waren dick und lang-lineal und zeigten eine Anzahl paralleler Leitbündel oder Adern, die sich hie und da gabelten. Die Struktur der *Poroxyla* erinnert an manche Pteridospermen wie *Lyginodendron*, *Calamopitys* und *Pitys*; wenn sie trotz des Zentripetalholzes mit den Cordaïten in Beziehung gesetzt werden, so geschieht dies wegen der Blätter, die mehr cordaïtoïd sind, jedenfalls keine Ähnlichkeit mit den farnartigen der *Cycadofilices* haben. Fruktifikationen sind unbekannt, doch werden von GRAND'EURY *Rhabdocarpus*-ähnliche Samen damit in Verbindung gebracht. Daß *Mesoxylon* eine vermittelnde Stellung zwischen *Poroxylon* und den Cordaïten einnimmt, hatten wir eben gesehen. Die *Poroxyla* stammen aus dem französischen Permokarbon (Zentralplateau).

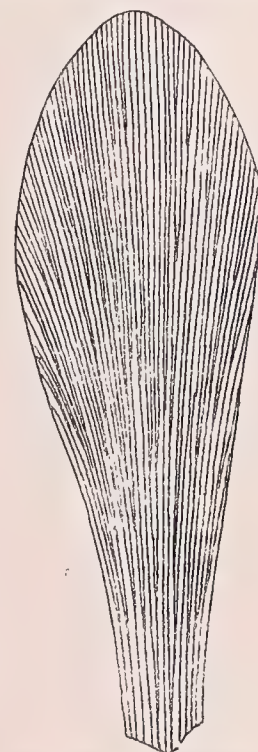


Fig. 210. *Noeggerathiopsis* („Cordaïtes“) *Hislopi* FEISTMANTEL. Permokarbon d. Gondwana-Gebiete. Etwas verkleinert.

*Noeggerathiopsis* FEISTM. Lanzettliche, bis mehr spatelförmige Blätter von *Cordaïtes*-Habitus, aber kleiner und Adern häufig gegabelt, meist auch lockerer als bei *Cordaïtes*. Ein Typus (Fig. 210), der für die (untere) Gondwanafloora sehr charakteristisch ist und bei uns nicht vorkommt; Residua bis zum Rhät-Lias (Tonkin, Mexiko). ZEILLER hat von Tonkin einen Zweig bekannt gemacht mit quergestreckten Narben, der an die Cordaïtenäste erinnert, und man glaubt auch cordaïtoide Samen dahinrechnen zu können. Im ganzen dürfte die nahe Verwandtschaft des Typus mit den *Cordaïtales* ohne Zweifel sein, doch ist es offenbar zu weitgehend, *Noegg.* einfach mit *Cordaïtes* zu vereinigen, wie dies ZALESSKY (Mém. Com. Geól. St. Petersburg 89, 1912) tut. Dieser

und andere Autoren geben auch die oben S. 249 erwähnte „Scheinanderung“ für *Noegg.* an, indessen sind die Figuren nicht überzeugend. Wozu einen doch gut kenntlichen Typus in einer Gattung verschwinden lassen, wenn man ihn innerhalb derselben wieder als Untergattung hervorheben muß? Es ist auf jeden Fall unpraktisch, zumal auch bei zwei durch pflanzengeographische Rücksichten zu trennenden und getrennten Formenkreisen. Über die Fruktifikation von *Noegg.* weiß man auch nichts Genaueres. ZEILLER hat jedoch mit *Noeggerathiopsis* zusammen vorkommende Samen vom *Cardiocarpus*-Typus angegeben, die wohl dazu gehören können (Mem. Geol. Surv. India 1902). Ein weiterer Grund zur Reserve ist das vollständige Fehlen von *Artisia*-ähnlichen Markkörpern in den Gondwanagebieten. Gefächertes Mark kommt ja auch bei dem sehr seltenen *Megaloxylon*, das den Pityeen nahesteht, und außerdem bei *Mesoxylon* vor, das ja aber gerade auch zu den Cordaïten gehört. Daher wäre die Auffindung von *Artisia*-Körpern in Fundpunkten von *Noeggerathiopsis* sehr wichtig und ebenso sollte eifrig nach Infloreszenzen von dieser gefahndet werden; bisher stützt sich die Annahme der „Identität“ mit *Cordaïtes* nur auf die Blätter und einige Äußerlichkeiten.

*Titanophyllum* RENAULT (Commentry, 1888, S. 622, T. 69) ist ein eigentümliches Genus, das auf große, cordaïtoide, etwa  $\frac{3}{4}$  m lange,  $\frac{1}{4}$  m breite, dicke Blätter mit lauter parallelen Adern und zerschlitztem Vorderrand gegründet ist, die unter der Oberseite dicke Baststränge besessen zu haben scheinen und auf der Unterseite zwischen den Adern mit dichtgedrängten Spaltöffnungen besetzt waren, die also Längszeilen bilden. Ob mit den Cordaïten eine tatsächliche Verwandtschaft besteht, ist fraglich, aber von allem noch am wahrscheinlichsten. Vorkommen: Permokarbon am Commentry.

Zu den Cordaïten gehört vielleicht auch *Phylladoderma Arberi* ZALESSKY (Bull. Soc. Oural. Am. Sc. Nat. 33, p. 24, 1913), ein cordaïtoïdes Blatt mit Stomata auf der Unter- und Oberseite.

#### Cordaïtenähnliche Blätter des Mesozoikums

Vom Buntsandstein bis zur Kreide, ja noch im Tertiär finden sich bald häufiger, bald seltener längliche, paralleladrigte Blätter, die z. T. — bis auf das Fehlen der „falschen Zwischenadern“ — oft täuschend *Cordaïtes*-Blättern gleichen und von vielen Autoren auch in nähere Verwandtschaft mit diesen gebracht werden. Besonders gilt dies für die unter dem Namen *Yuccites* SCHIMPER aus dem Buntsandstein und Keuper bekannten Blätter. SEWARD hat (Fossil plants III, p. 277) für diese, die in der Tat oft schwer voneinander zu unterscheiden sind, ein provisorisches Sammelgenus eingeführt: *Pelourdea*, in dem also besonders die als *Yuccites vogesiacus* SCHIMP. u. MOUGEOT bekannten

Formen enthalten sind, über die besonders WILLS (Proc. Geol. Assoc. XXI, 1910, S. 296) Neues bekannt gemacht hat, der nachwies, daß sie nach Art der Cordaitenblätter spiralig an Stammestteilen ansaßen. SOLMS hatte für solche Blätter den von LESQUEREUX angewandten Namen *Desmiophyllum* vorgeschlagen, der z. B. auch von dem Verfasser in diesem Sinne angewandt worden ist (Abh. Nath. Ges. Nürnberg, 19, 1914, S. 161). Man kann allerdings gegen diesen Namen einwenden, daß LESQUEREUX' Stück wahrscheinlich eine *Cordaïtes*-Art darstellen dürfte. Zu diesem Typus gehören auch Formen wie *Eolirion* SCHENK (Untere Kreide der Karpathen), *Bambusium* und *Clathrophyllum* HEER<sup>1)</sup> (Baseler Keuper), *Krannera* VELENOVSKY (Böhm. Kreide) u. a. SEWARD hat auch schmalblättrige Formen, wie sie von SALFELD (Palaeontogr. 56, 1909, S. 26) und HALLE als *Phyllotenia* bezeichnet waren (Jura), dazu gezogen, was immerhin schon weniger plausibel ist. Der äußeren Blattform nach kommen auch Formen wie *Phoenicopsis* in Frage; da wir aber von dieser wissen, daß die Blätter in Kurztrieben standen, so kann man wohl eher an Ginkgophyten denken. Dies gilt auch von Blattformen, die an der Basis stark verschmälert sind, und daher fast gestielt erscheinen; hierher gehören die als *Eretmophyllum* THOMAS (Proc. Camb. Phil. Soc. 17, 3, 1913, S. 256) und *Torellia* (*Feildenia*) HEER bekannt gemachten Typen, letztere aus dem Tertiär der Arktis.

Was nun die Verwandtschaft der *Pelourdea*- oder *Yuccites*-Arten mit den Cordaiten anlangt, so ist diese noch keineswegs sicher, von *Phyllotenia*, *Krannera* u. a. ganz zu schweigen. Verschiedene Autoren wie LIGNIER, FLICHE haben zwar durch Funde von *Artisia*-ähnlichen Körpern diese Verwandtschaft erhärten wollen, indes sind diese Gebilde z. T. so problematischer Natur, daß man auf sie unmöglich großes Gewicht legen kann. Daß es Gymnospermen waren, kann nicht zweifelhaft sein, welcher Art jedoch, muß dahingestellt bleiben. Es dürfte ebenso richtig sein, den Namen *Desmiophyllum* dafür anzuwenden wie *Pelourdea* SEW.

#### Palaeozoische Gymnospermen unklarer Verwandtschaft

*Dolerophyllum* SAPORTA (*Doleropteris* GRAND'EURY). Ein eigenartiges Genus, das schon seit langem bekannt, u. a. in GÖPPERTS Permflora (Palaeont. 12, 1864, S. 153, T. 62, Fig. 1—6) näher beschrieben wurde und das später durch Hinzurechnung fertiler Stücke noch eigenartiger wurde. Ursprünglich waren es echt versteinerte Knospen aus

<sup>1)</sup> Die Figur HEERS (Vorw. Fl. Schweiz 1877, T. 25, 7) zeigt wohl nur scheinbar handförmige Verzweigung von *Clathrophyllum*; solche zufällige Lagerung hat gerade bei diesen Formen schon öfter zu Mißdeutungen geführt, wie z. B. bei ARBERS „*Zamites grandis*“ (Trans. Linn. Soc. London, Bd. VII, 7, T. XVIII, 1), wo *Yuccites vogesiacus* als *Zamites*-artig befiedertes Blatt gedeutet wurde.

dicken Blättern, die von GÖPPERT mit Musaceenknospen verglichen wurden. Sie stammten aus dem uralischen Perm. Später rechneten dann SAPORTA und RENAULT (Fl. foss. Autun u. Epinac 1896, p. 262 ff.) ausgewachsene Blätter von *Cyclopteris*-Charakter aus dem französischen Permkarbon mit schildförmigem Blattansatz dazu. Die Richtigkeit davon ist jedoch nicht verbürgt. Weiter hat RENAULT dazu (a. a. O. S. 271) schildförmige dicke blattartige Organe gerechnet, die in länglichen Taschen des Mesophylls der Lamina Haufen von eigentümlichen großen längsseptierten Pollenkörnern zeigen von im ganzen radialstrahliger Anordnung; diese Objekte (*Dolerophyllum fertile* REN.) fand er vergesellschaftet mit den *Cyclopteris*-artigen zu *Dolerophyllum* gerechneten Blättern. Ob aber all das dazugerechnete zusammengehört, ist noch zu erweisen. Jedenfalls sind die unter *Dolerophyllum* vereinigten Objekte recht eigenartiger Natur; sollten die ausgewachsenen Cyclopteridenblätter wirklich dazu gehören, so dürften sie sich öfter nur schwer von isolierten *Cyclopteris*-Arten trennen lassen. Die im Mesophyll liegenden sporenführenden Taschen sind jedenfalls eine mit keiner andern lebenden oder fossilen Pflanze in Einklang zu bringende Erscheinung.

*Whittleseya* NEWBERRY (Vergl. besonders: POTONIÉ, Abb. u. Beschr. II, 1904, 40; KIDSTON, Trans. R. S. Edinb. 50, 1, 1914, S. 166; SEWARD, Foss. plants III, S. 128). Blätter mit kurzem Stiel, von der Form einer Schaufel, mit gezähntem Vorderrand, parallelen Längsadern; Achsen und Ansitzen der nur isoliert bekannten Blätter unbekannt. Die merkwürdige, meist mit den Ginkgophyten in Verbindung gebrachte Gattung wurde zuerst aus nordamerikanischem Karbon, später auch aus Europa (Niederschlesien, Oberschlesien, England) bekannt. Nach SEWARD (a. a. O.) zeigt ein amerikanisches Exemplar die ganze eine Seite der Lamina mit Sporen bedeckt, anscheinend in längsgereichten Zeilen. Die Sporen zeigen etwa die Form derer von *Dolerophyllum*, worauf SEWARD aufmerksam macht, und vielleicht besteht mit diesem isolierten Typus eine Verwandtschaft. KIDSTON (a. a. O.) hat dann aus England als *Whittleseya fertilis* sporentragende Organe bekannt gemacht, die nach ihrer ganzen Organisation und bei der Ähnlichkeit der Sporen davon mit den oben genannten von *Whittl. elegans* wohl sicher auch eine fertile *Whittleseya* darstellen werden. Es sind länglich-sackartige Organe, bestehend aus 2 anscheinend ganz freien, längsaderigen, am Vorderrand gezähnten, gewölbten und dicht aneinander gedrückten Spreitenteilen, von denen die eine mit Sporen dicht bedeckt ist. KIDSTON erblickt in dem Organ trotz der sterilen bedeckenden einen Hälfte mehr cycadoide Verwandtschaft als solche mit Ginkgophyten, und man kann jedenfalls sagen, daß nach den fertilen Exemplaren die letztere ausgeschlossen erscheint.

*Noeggerathia* STERNBERG (Fig. 211). Diese eigenartige, bis auf einige Funde im oberschles. und sächs. Karbon und Perm fast nur in



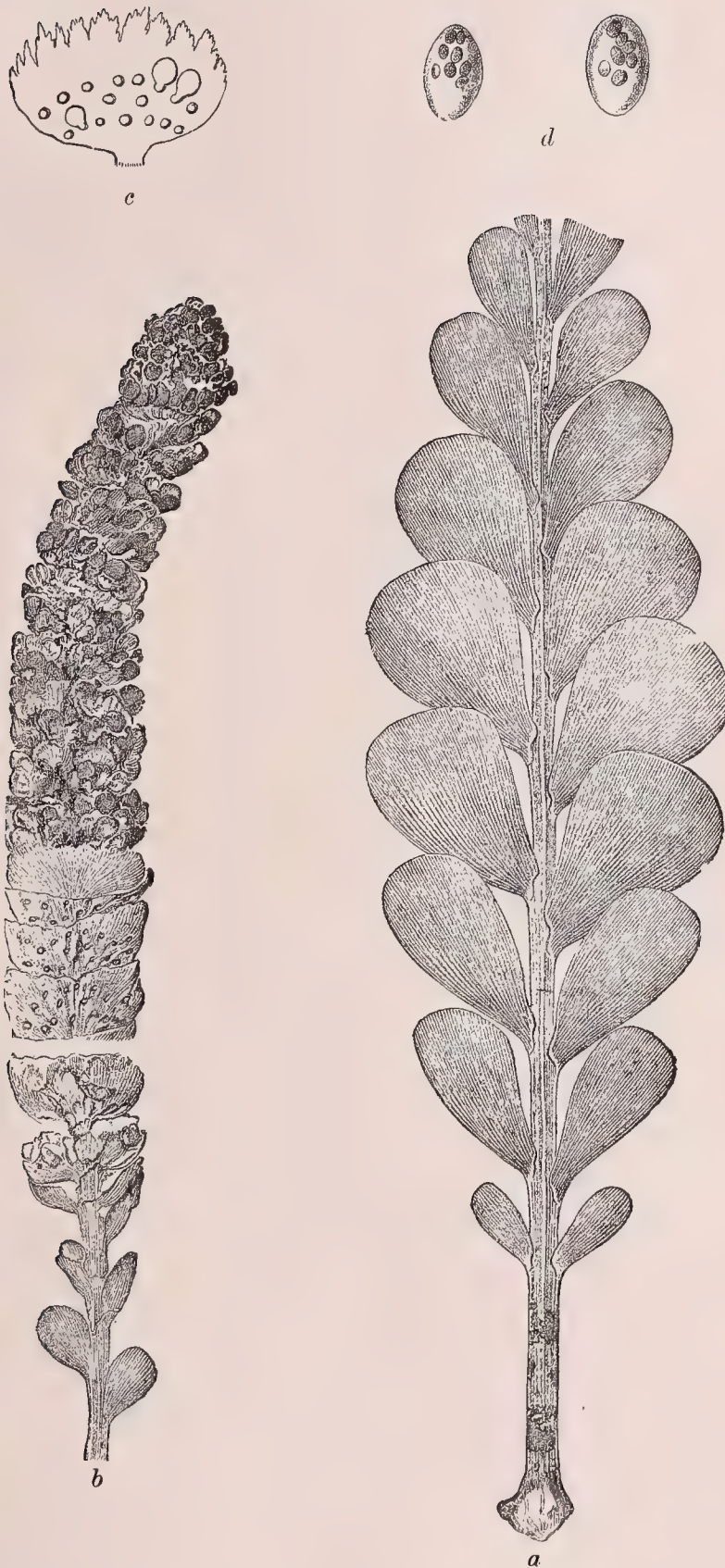


Fig. 211. *Noeggerathia foliosa* STBG. aus dem oberen Mittl. Prod. Karbon von Rakonitz (Böhmen). *a* Steriler Wedelteil, *b* Fertiler Wedelteil, *c* Einzelnes Sporophyll mit 3 „Sporangien“ und zahlreichen Ansatzstellen solcher, *d* Einzelne „Sporangien“ mit „Sporen“ darin. Vgl. Text. Nach STUR.

den böhmischen Binnenbecken gefundene Gattung wurde von uns schon S. 69 erwähnt. Es sind einmal-gefiederte, mit fächeraderigen, schief inserierten großen Blättern besetzte Wedel von archaeopteridischem Charakter, die am ehesten an gewisse *Rhacopteris*-Arten erinnern; besonders wäre dies bei vorn zerschlitzten Formen der Fall (*N. intermedia* FEISTM.), die auch sehr an *Plagiozamites* erinnern, worauf noch STERZEL (1918, S. 300) hinweist. Der fertile Wedel ist vollständig metamorphosiert; er zeigt eine Menge von „Sporophyllen“, die auf der Oberseite eine Anzahl vielleicht kurz gestielter, ellipsoidischer Fruchtkörper tragen. Nach STUR (und FEISTMANTEL) bergen diese im Innern eine Anzahl „Sporen“ (Schatzl. Schichten, 1885, S. 10; unsere Fig. 211 d); indes ist es nicht erwiesen, ob diese Körper, etwa 1 mm groß, wirklich Sporen sind. Ein anderes fertiles Exemplar ist von WEISS angegeben worden (*N. vicinialis*). Es war schon S. 69 gesagt worden, daß sich wohl in den „Sporangien“ keine Sporen befunden haben; es scheint, daß die Ansicht von WEISS, der die Körper mit Samen vergleicht, also richtig war. Wenn die „Sporangien“ des STURschen Exemplars „Sporen“ eingeschlossen enthalten, so kann man vielleicht daran denken, daß das WEISSsche die weibliche, das STURsche die männliche Fruktifikation der Pflanze darstellen. Es wäre sehr lohnend, mit den neueren Methoden das STURsche Material zusammen mit dem WEISSschen neu zu untersuchen. Bis auf weiteres betrachten wir *Noeggerathia* als eine Gymnosperme isolierter Stellung, möglicherweise, wie POTONIÉ wollte, zu den *Cycadofilices* gehörig. Kürzlich hat nun STERZEL (Abh. Sächs. Ak. 1918, Nr. V, S. 300) eine *Noeggerathia zamitoïdes* bekannt gemacht, in sterilen und fertilen Stücken, die sich im ganzen Verhalten den vorigen anschließt. Körperchen, die man als Sporen der Sporangien ansehen kann, aus kaolinischer Masse (?), wurden nicht in diesen, sondern außerhalb davon gefunden, sind also auch nach STERZEL selbst vielleicht gar keine Sporen. Es sei noch bemerkt, daß als *Noeggerathia* von älteren Autoren (z. B. auch GÖPPERT) auch Blätter von Cordaiten-Habitus bezeichnet wurden, die mit *Noeggerathia* aber nichts zu tun haben. Nach den Angaben STERZELS scheint es übrigens fast, als ob die bisher zu den Cycadophyten gerechneten *Plagiozamites* eher zu *Noeggerathia* gehören.

*Dicranophyllum* GRAND'EURY. Die vollständigsten Exemplare und Angaben über diese Gattung findet man bei RENAULT (Fl. fossile Commeny, S. 626), der sie zu den Koniferen rechnete. Es sind Achsen, die öfter als Abfallstellen der Blätter spiralg gestellte „Blattpolster“ nach Art von kleinen Lepidodendren zeigen. Die Blätter sind ein- bis mehrmals gegabelt, die Abschnitte lang-lineal (Fig. 212). Ein fertiles Exemplar zeigt nach RENAULT eiförmige Samen in zwei Reihen gruppiert jederseits des unteren Teils der Blätter. Ob diese alle fertil waren oder etwa die fertilen in den Achseln von sterilen saßen, ist nicht fest-

zustellen. Meist findet man die Formen nur in Gestalt von gabeligen schmallinealen Blattfetzen, bei deren Bestimmung Vorsicht nötig ist. Gewöhnlich wird die Gattung wegen der gegabelten Blätter mit den Ginkgophyten in Verbindung gebracht, jedoch ist die Verwandtschaft sehr unsicher. Sie findet sich hier und da namentlich im Permokarbon, aber auch schon tiefer.

*Trichopitys* SAPORTA. Aus dem Perm von Lodève machte SAPORTA eine mit ebenfalls fein, aber unregelmäßig zerschlitzten Blättern besetzte Achse bekannt, die in den Blattachsen fertile Blätter trägt, bestehend aus einfach gefiederten sehr schmalen Blättern, die am Ende jeder Fieder einen Samen tragen. Auch die Stellung dieses Fossils unter den Gymnospermen ist unklar; es wird ebenfalls meist mit Ginkgophyten zusammengebracht. Irrtümlich sind von SAPORTA selbst u. a. fein zerteilte *Baiera*-Arten mit *Trichopitys* vereinigt worden, aus dem Jura stammend. *Trichopitys* muß auf den genannten permischen Typus beschränkt werden.

*Gomphostrobus* MARION. Zapfenartiges Organ, das terminal an einem Zweige von *Walchia*-Charakter gefunden wurde, dessen einzelne, dicht spiralige, fertile, umgekehrt keilförmige Blätter am Gipfel einmal gabelig sind. Am Grunde findet sich auf der Oberseite ein einfacher Same, auf der Mittelader (der einzigen Ader des Blattes) aufsitzend. Meist findet man nur die sehr charakteristischen, abgefallenen Sporophylle. Die Gattung war schon S. 190 erwähnt worden bei den *Psilotales*, zu denen POTONIE sie brachte wegen der zweispaltigen „Sporophylle“; indes spricht die koniferenartige Beschaffenheit des sterilen Zweigstückes, die Ungefächertheit des „Sporangiums“ wenig für diese Annahme. Es dürfte viel eher Verwandtschaft mit den Koniferen (? Araucariaceen) anzunehmen sein, wozu auch die meisten Autoren neigen. Immerhin bildet die Gattung einen recht isolierten Typus, der sich bei den Koniferen selbst auch nicht näher unterbringen läßt und deshalb an dieser Stelle aufgeführt wird. Vorkommen: Im Rotliegenden von Mitteleuropa.

*Schützia* GEINITZ. Wir hatten diese Gattung schon vorne (S. 144) kurz erwähnt. Es sind (vgl. besonders GÖPPERT, Permflora 1864, S. 161) zweizeilige, gegliederte Infloreszenzen, die jederseits an der Achse schopfartige Blüten tragen, in denen SCHUSTER (s. S. 144) Pollenkörner nachwies. Am ehesten erinnern sie noch an *Cordaianthus*-Arten, mit denen sie auch SCHUSTER in Verbindung brachte. Sie finden sich

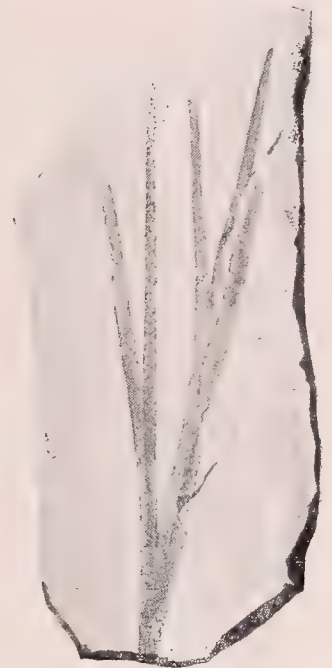


Fig. 212. Spitzen von *Dicranophyllum*-Blättern. Rotliegendes v. Thüringen.

im Perm (Niederschlesien), ähnliche Formen auch im Kulm. Die von GÖPPERT als *Dictyothalamus* angegebenen Formen gehören vielleicht auch hierher.

### Gymnospermensamen aus dem Karbon und Perm

Wir hatten schon häufig darauf hingewiesen, daß eine große Unbequemlichkeit für die Untersuchung fossiler Pflanzen in dem getrennten Vorkommen ihrer einzelnen Teile liegt. Dies wird bei den Organen, die von der Pflanze selbst freiwillig nach Erfüllung ihrer Funktion abgeworfen werden, besonders fühlbar. Hierzu gehören ja auch die reifen Samen. Im Karbon kannte man schon lange eine große Menge von Samen der verschiedensten Art, besonders in kohligter Erhaltung („Abdrücken“), aber auch zahlreiche in strukturzeigenden Stücken. Besonders das BRONGNIARTSche nach seinem Tode erschienene Werk: *Les graines fossiles silicifiées* Paris 1886 und die RENAULTSchen Werke sind in letzterer Hinsicht zu nennen; neuerdings sind Präparate davon von C. EG. BERTRAND nachgeprüft und in einer Reihe von Arbeiten genauer besprochen worden (meist in Bull. Soc. Bot. France). Ferner haben sich OLIVER (und SCOTT) viel mit strukturzeigenden Samen des Karbons beschäftigt; über *Lagenostoma*, *Physostoma*, *Conostoma*, *Trigonocarpus* hat OLIVER eingehende Untersuchungen mitgeteilt. Über die in Form von „Abdrücken“ gefundenen Samen finden sich Angaben in zahlreichen Karbonfloren. Früher, vor Entdeckung der Pteridospermen, kannte man als samentragende Pflanzen im Karbon eigentlich nur die Cordaiten, und bei der großen Anzahl der bekannten verschiedenen Samentypen war man in einer großen Verlegenheit, die Herkunft einer so großen Zahl von Samen bei der geringen Anzahl der *Cordaites*-Arten zu begreifen. ZEILLER bemerkte schon (*Eléments paléob.* 1900, S. 220), daß dieses Mißverhältnis sich bessern würde, sobald man die *Cycadofilices* als samentragende Pflanzen erkannt haben würde. Nachdem dies nunmehr geschehen ist, ist dieses Mißverhältnis zwar beseitigt, aber wir sind von einer befriedigenden Kenntnis der Zugehörigkeit der einzelnen Samenformen noch weit entfernt; indes ist es doch für eine Anzahl bereits gelungen, sie mit Gewißheit oder Wahrscheinlichkeit mit Blättern, Stammresten usw. in Beziehung zu bringen. Über die Struktur einzelner Samenformen war ja im vorigen schon etwas gesagt worden. Die bisher bekannten Samen zeigen eine Anzahl gemeinsamer Eigentümlichkeiten, so verschieden die Gruppen sein mögen, zu denen sie gehören. Die Samen waren alle — soweit bekannt — orthotrop (geradläufig, d. h. die Mikropyle liegt distal vom Anheftungspunkt des Samens), sie haben alle eine Pollenkammer, wie die Samen der Cycadeen (und *Ginkgo*). Ferner zeigen viele von ihnen eine äußere fleischige Hülle (*Sarcotesta*) und eine innere lederig-sklerotische (*Sklerotesta*). In Abdrücken ist es

oft schwer, die *Sarcotesta* von einem trockenhäutigen Flügel des eigentlichen Samens zu unterscheiden, doch geben oft die Leitbündel in der *Sarcotesta* darüber Aufschluß, die als Streifung auf der „Außenseite“ der Samen erscheinen. Besonderen Wert hat man auch auf den Leitbündelverlauf in den Samen gelegt, der an den bei Cycadeen erinnert. Ein Embryo ist in diesen Samen bisher nirgends beobachtet; bei den meisten (außer z. B. bei der *Lagenostoma*-Gruppe) steht der Nucellus frei innerhalb des Integuments.

Infolge der auch jetzt noch mangelhaften Kenntnisse der Zugehörigkeit der Samen ist man auch bei diesen genötigt gewesen, um eine Übersicht über die Formen zu ermöglichen, eine Klassifikation derselben vorzunehmen, unabhängig von Zugehörigkeitsfragen, wie es schon BRONGNIART getan hat. Man kann zwei Gruppen unterscheiden: 1. Samen mit bilateraler Symmetrie, die meist ziemlich flach sind und sich durch eine Ebene in zwei gleiche Hälften teilen lassen. 2. Samen mit radialstrahligem Bau, die sich also durch mehr als eine Ebene halbieren lassen. Eine noch mehr ins einzelne gehende Klassifikation für kohlige Samen hat ARBER (Ann. Bot. 28, 1914, S. 81) neuerdings gegeben. Ob alle seine neuen Gattungen nötig waren, soll hier nicht erörtert werden. Eine weitere Schwierigkeit bei den Samen besteht darin, die in strukturbietenden Stücken erhaltenen Formen mit den in Abdrücken sich findenden zu identifizieren, und oft ist es selbst schwer, bei den Samenabdrücken festzustellen, ob es sich um platte oder ursprünglich runde Formen handelt. Eine ausführliche Darstellung über diese palaeozoischen Samen findet sich bei SEWARD (Fossil plants III), auf die für genauere Orientierung verwiesen sei. Wir geben hier nur eine kurze Übersicht über die Haupttypen.

1. Samen mit radiärem Bau, durch mehr als eine Symmetrieebene in zwei gleiche Hälften zerlegbar (*Radiospermae*).

a) *Lagenostoma*-Gruppe. Kleine Samen, deren Außenseite meist mit mehreren Rippen versehen ist. Nucellus nur am oberen Ende frei, von der Höhe der Pollenkammerbasis an. Freier oberster Teil des Integuments oft gelappt oder Lappen verwachsen wie bei *Lagenostoma* selbst. Same oft in einer Cupula frei sitzend.

*Lagenostoma* WILLIAMSON ist vorn S. 130 als Same von *Lygino-dendron* schon beschrieben. Bei *Physostoma* WILL. wird die eigentliche Mikropylarröhre durch die schon S. 131 erwähnten freien oberen Lappen des Integuments ersetzt, eine von OLIVER für sehr primitiv gehaltene Struktur. In der Pollenkammer wurde öfter Pollen gefunden. *Conostoma* WILL., im Querschnitt etwa hexagonal, zeigt gegen die vorigen verschiedene Besonderheiten; die haarige Oberfläche von *Physostoma* ist durch eine fleischige Außenlage ersetzt, die Lappen des Integuments um die Pollenkammer kürzer und ohne Haare, auch der Mikropylarbau

ist abweichend. *Gnetopsis* RENAULT (Fig. 213, 5) ursprünglich nur strukturbietend bekannt, ist jetzt aus dem Permokarbon und mittl. Prod. Karb. von England und Frankreich mehrfach bekannt geworden, auch in Abdrücken (so z. B. DEPAPE u. CARPENTIER, Ann. Soc. Géol. Nord. 42, 1912, S. 294). Am auffälligsten sind an diesen Samen die 3—4 langen federförmigen Haare am Gipfel, wahrscheinlich Flugapparate. Die Samen saßen nach den RENAULTSchen Exemplaren zu 2—4 in einer Art Kupula.

b) *Trigonocarpus*-Gruppe (Fig. 213, 2). Wie schon der Name andeutet, zeigen die Samen meist 3 Rippen oder ein mehrfaches davon. Die Rippen sitzen auf der Sklerotesta, die von einer fleischigen Hülle (Sarcotesta) umgeben ist. Oft oder meist findet man von den Samen

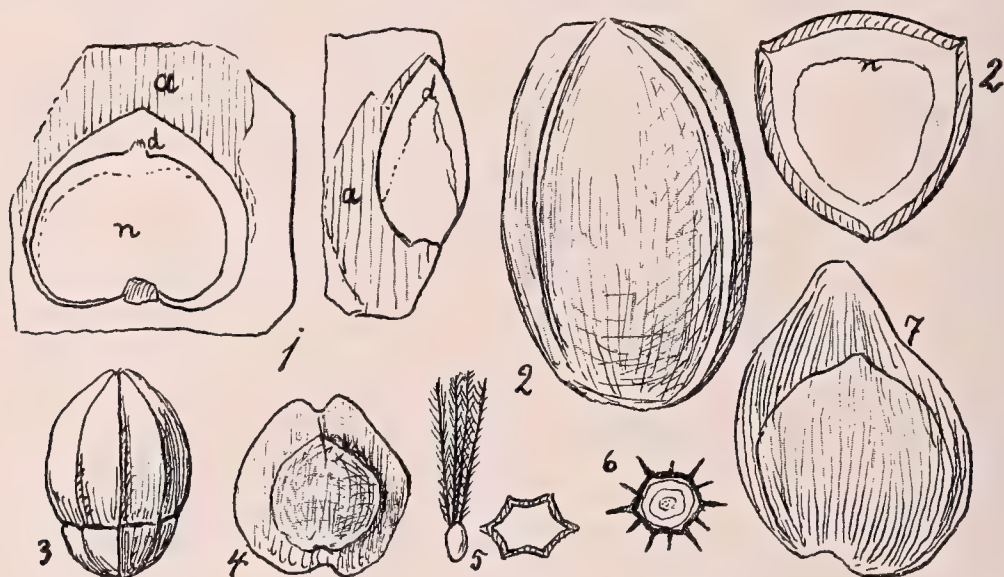


Fig. 213. Einige Samentypen des Karbon und Perm. 1 *Cardiocarpus drupaceus* BRONGN., a Sarkotesta, d Mikropyle, n Nucellus; rechts derselbe Same, senkrecht durchschnitten. 2 *Trigonocarpus* BRONGN., rechts Querschliff, links Erhaltung mit Sklerotesta und 3 Rippen, rechts querdurchschnitten (n Nucellus). 3 *Codonospermum* BRONGN. 4 *Samaropsis* GÖPP. 5 *Gnetopsis* REN. mit federartigen Anhängseln, rechts Same durchschnitten. 6 *Polyptospermum* BRONGN., Querschnitt. 7 *Rhabdocarpus* GÖPP. u. B., außen mit *Sarcotesta*, deren Leitbündel die Streifung andeutet. Nach BRONGNIART, GÖPPERT u. a.

nur den mit Sklerotesta versehenen Teil, während der äußere verloren gegangen ist. Das Integument bildet über dem Nucellus eine Mikropylarröhre von größerer oder kleinerer Länge. Der Nucellus ist freistehend im Integument sichtbar, nur an der Basis angeheftet. Die Samen gelten meist als Angehörige der Medulloseen, namentlich von *Alethopteris*. Die häufigsten Arten sind *Trig. Noeggerathi* STERNB. sp. und *Trig. Parkinsoni* BRONGN., im Prod. Karbon sehr verbreitet. Vgl. SALISBURY (Ann. Bot. 1914, 38, S. 39) und OLIVER (New. Phyt. 1904, S. 96).

Hierher gehören auch die großen ellipsoidischen *Pachytosta*-Samen, die bis über 10 cm Länge erreichten, und besonders im französischen

Permokarbon gefunden sind. Sie zeigen eine äußere Lage mit Leitbündeln und sklerotischem Gewebe an der Innen- und Außenseite. Die Hauptmasse bildet ein schwammiges Gewebe, das ähnlich auch in der „Endotesta“ auftritt. Der Nucellus ist frei wie bei *Trigonocarpus*. In Abdrücken sind die Samen mit starken Längsrippen versehen, von den Leitbündeln der „Exotesta“ herrührend. Man hat die Samen zu mehreren an einer Achse sitzend gefunden.

Eine eigentümliche Form ist *Codonospermum* BRONGN. (Fig. 213, 3). Der Same ist achteckig, und durch eine Einschnürung in einen größeren oberen Teil mit dem Nucellus usw. und in eine kleinere untere luftgefüllte Kammer geteilt, die vielleicht als Schwimmapparat diene.

Als *Stephanospermum* (bekrönter Same) bezeichnete BRONGNIART eine rippenlose, im Querschnitt runde Form, bei dem die Sklerotesta (Sarkotesta wurde noch nicht beobachtet) oben einen ringförmigen Aufsatz trägt, in dessen Mitte die Micropylarröhre emporragt. Andere Formen wie das scharf 6rippige *Hexapterospermum* und *Polyptospermum* BRONGN. (Fig. 213, 6) übergehen wir hier und erwähnen nur noch die ellipsoidischen als *Aetheotesta* RENAULT bezeichneten Formen, die durch die starke Ausbildung der Sarkotesta am Gipfel um die langausgezogene Mikropylarröhre auffallen und durch die luftgefüllten Lakunen in diesem Teil der Sarkotesta. Alle diese Samen sind besonders im französischen Permokarbon bekannt.

2. Samen mit bilateral-symmetrischem Bau, also mehr oder weniger flache Formen (*Cardiocarpales* i. S. von SEWARD, *Platyspermae*). In der ganzen Organisation schließen sie sich sonst den Trigonocarpen an; sie besitzen Sarkotesta, Sklerotesta, freien Nucellus und Pollenkammer. Während von den vorgenannten die Überzahl zu den Pteridospermen gehörte, dürften von den Platyspermen viele zu den Cordaiten gehören, mehrere hat man in Zusammenhang damit gefunden. Die generische Unterscheidung der Formen ist oft schwierig, weil einmal von den ursprünglichen Autoren die Begrenzung des Genus ungenügend angegeben ist und weil auch hier die Identifikation von kohlig erhaltenen und echt versteinerten Samen auf Schwierigkeiten stößt. Die Samen sind fast alle in Abdrücken berandet bis „geflügelt“, durch den Besitz einer mehr oder weniger dicken Sarkotesta.

*Cardiocarpus* BRONGN. (Fig. 213, 1). Im ganzen herzförmige Samen mit spitzlichem Gipfel und schwacher Berandung. SEWARD will *Cardiocarpus* für strukturbietende, *Cordaicarpus* GEINITZ, der offenbar demselben Typus angehört, für kohlig erhaltene („Abdrücke“) reservieren. Häufig im Karbon (S. 251).

*Rhabdocarpus* GÖPP. u. BERG. (Fig. 213, 7). Samen von meist eiförmiger Gestalt, bei denen sich die Sarkotesta auch in Abdrücken durch die Erhaltung der Leitbündel, in Form einer mehr oder weniger starken

Längsstreifung gut zeigt. Zu *Rhabdocarpus*, der in erster Linie zu Pteridospermen gehört zu haben scheint, gehören auch die an *Neuropteris* gefundenen Samen, die von P. BERTRAND als *Neurospermum* bezeichnet werden (Fig. 90).

*Samaropsis* GOPPERT (Fig. 213, 4). Meist kleine Samen mit deutlicher bis starker „Flügelung“, die aber wohl meist von einer Sarkotesta herührt. *Samaropsis* sollte man auf Samen kohlgiger Erhaltung beschränken. Unter den mit Struktur bekannten Samen gehören mehrere zum *Samaropsis*-Typus wie *Mitrospermum* A. ARBER, der wahrscheinlich zu *Mesoxylon* gehört, u. a.

*Cyclocarpus* BRONGNIART. Kreisrunde, flache Samen, berandet oder unberandet. BRONGNIART hat strukturzeigende Stücke beschrieben; SEWARD will für Abdrücke dieser Art den Namen *Cyclospermum* verwenden.

Außer den in den genannten Gruppen mehr oder weniger gut unterzubringenden Formen gibt es noch eine Menge anderer, die, ebenfalls mit besonderen Namen bezeichnet, meist in kohlgiger Form gefunden sind und daher oft nur wenig von der Struktur ahnen lassen. Einige davon sind gerippt, andere glatt. Wir erwähnen hier noch einige davon. *Rhynchogonium* HEER (vgl. NATHORST, Foss. Fl. Polarland. 4, 1914, S. 23), etwa eiförmige Samen mit mehreren „Häuten“; das Integument an der Spitze erscheint in Lappen zerlegt, so daß eine ähnliche Struktur wie bei *Conostoma* und *Physostoma* anzunehmen sein wird. *Holcospermum* NATHORST (ebenda) umfaßt Samen mit Längsrippen, die entweder platysperm oder radiosperm gewesen sein können, was sich oft bei Abdrücken ja nicht entscheiden läßt. Es sei noch bemerkt, daß auf die Dauer, wie ARBER, SEWARD und NATHORST meinen, eine getrennte Bezeichnung der strukturzeigenden und der kohlig erhaltenen Samen nötig sein wird. Es ist aber über die Einzelheiten in diesem Vorgehen noch keine Einigkeit bei den Autoren erzielt worden. Man könnte die einen wesentlich auf *-spermum* (Abdrücke), die andere auf *-carpus* endigen lassen, indes kommt man da mit lebenden Genera in Konflikt, da viele lebende höhere Pflanzen ja auf *-spermum*, auch auf *-carpus* endigen. Die Zahl der gefundenen Samenformen ist überaus groß, und man muß Unterabteilungen vornehmen, um überhaupt eine Übersicht zu erhalten. Ursprünglich war für Samen der umfassende Name *Carpolithus* im Gebrauch.



## Cycadophyta, cycadeenartige Gewächse

Von dieser im Mesozoikum reich entwickelten Gruppe sind in der heutigen Flora nur noch Vertreter der *Cycadales* oder Cycadaceen selber vorhanden (Fig. 214 bis 217), während andere Gruppen, insbesondere die Bennettiteen, ausgestorben sind. Die großen Verschiedenheiten dieser beiden Gruppen nötigen dazu, sie als zwar in vegetativer Hinsicht verwandte (Blattform, Anatomie des Stammes), sonst aber durchaus selbständige gleichwertige Gruppen zu betrachten, neben die neuerdings noch die ebenfalls ausgestorbenen Nilssoniaceen oder *Nilssoniales* treten.



Fig. 214. *a* *Cycas circinalis*-Bäume. Der vordere mit Fruchtblättern in der Krone und jungen Wedeln. *b* ein Stück eines solchen jungen eingerollten Wedels der Art. Aus WARMING.

Obwohl man bei den fossilen Vertretern manchmal den Zusammenhang zwischen gewissen Blatttypen, Stämmen und Blüten kennt, sind wir doch noch lange nicht weit genug, um die Separatbezeichnungen für die einzelnen Organe entbehren zu können; sie müssen daher einer Sonderbetrachtung unterzogen werden, ähnlich wie dies auch bei früher behandelten Gruppen der Fall war.

### I. Cycadaceae

Gewächse von palmenhaftem bis farnhaftem Habitus, mit in der Jugend eingerollten Blättern von steif-lederiger Struktur, mit einer Mittelader (*Cycas*) oder lauter gleichartigen Längsadern (*Zamia*, *Encephalartos* u. a.) oder selten fiederiger Aderung (*Stangeria*). Stämme

zylindrisch oder knollenförmig (Fig. 214 u. 215), meist einfach, mit einem „Panzer“ von Blattfüßen besetzt; sekundäres Dickenwachstum vorhanden,



Fig. 215. *Stangeria paradoxa*, Cycadee mit knollenförmigem Stamm und männlichen Blüten. Aus WARMING.

bei *Cycas* aus mehreren Holzringen bestehend, die (nebst Phloëm) aus einem jeweils neu auftretenden Kambium erzeugt werden. Blüten meist als Zapfen ausgebildet, die männlichen und weiblichen getrennt (Fig. 216), je nachdem mit Pollensäcken oder Samenanlagen. Bei *Cycas* die weiblichen Blüten nicht in Zapfen, sondern als einzelne, 2 bis mehrere Samen (-anlagen) tragende Fruchtblätter (Fig. 216). Die Blütenorgane saßen in der Blattkrone. Xerophile Gewächse der Tropen und Subtropen. Vergl. im übrigen das S. 243 in der Gymnospermenübersicht Gesagte.

Blütenreste. Aus dem Mesozoikum sind zweifellose Blütenreste der Cycadeen bekannt geworden, wenige nur sind männliche Zapfen,

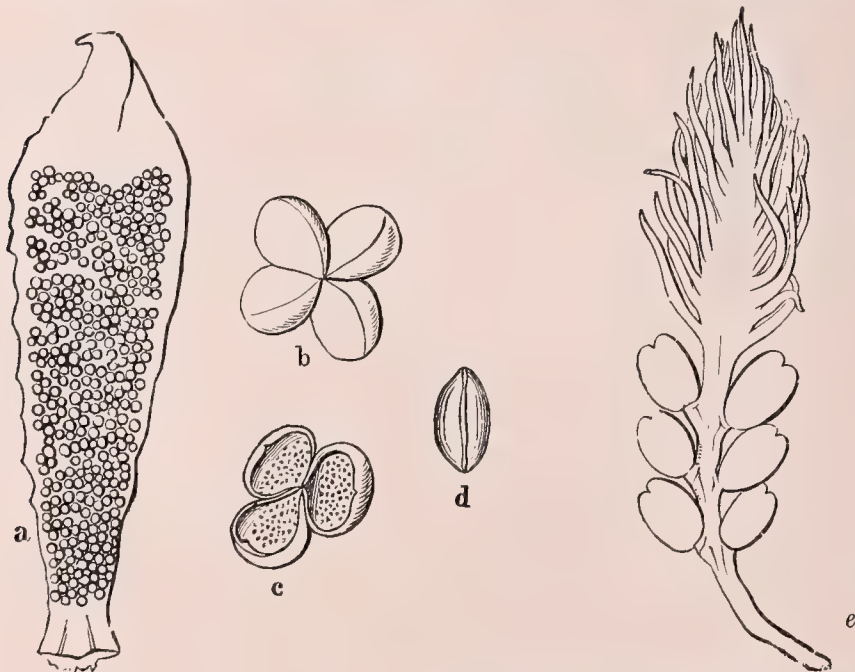


Fig. 216. *a* Männliches Sporophyll aus dem Zapfen von *Cycas* mit Pollensäcken. *b* Häufchen von 4 Pollensäcken. *c* 3 geöffnete Pollensäcke. *d* einzelnes Pollenkorn. *b, c, d* vergr. *e* Fruchtblatt von *Cycas revoluta* mit 6 Samen. Etwa  $\frac{1}{3}$ . Aus WARMING.

zahlreicher sind die weiblichen Blütenreste. Männliche Zapfen werden zwar schon aus dem Keuper von Basel angegeben, doch sind erst die-

jenigen aus dem Jura und Wealden verlässlicher; der beste ist wohl der von SEWARD (Wealdenflora 2, p. 110, t. IX, 1—4) beschriebene *Androstrobos Nathorsti*; man bezeichnet solche männlichen Cycadeenzapfen mit

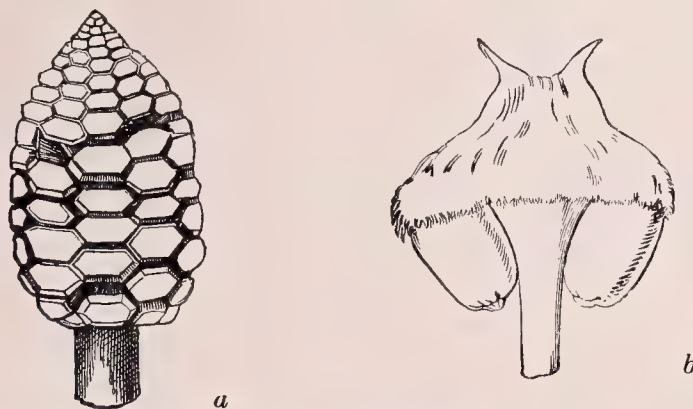


Fig. 217. a Weibliche Zapfen von *Zamia integrifolia*. Etwa  $\frac{1}{3}$ . b Zapfenschuppe (Fruchtblatt) vom *Ceratozamia*-Zapfen mit 2 Samen.  $\frac{1}{1}$ . Aus WARMING.

dem Sammelnamen *Androstrobos*, während *Masculostrobos* männliche Zapfen von Koniferenverwandtschaft genannt werden. *A. Nathorsti* zeigt locker stehende gestielte Sporophylle von Kegelform, die an der Basis einige Eindrücke zeigen, die als Mikrosporangien gedeutet werden; doch ist



Fig. 218. *Cycadospadix Hennoquei* SCHIMP. aus dem Lias. Die Ansatzstellen von 2 Samen deutlich. Vgl. Fig. 216 e. Nach SAPORTA.



Fig. 219. *Beania* CARRUTHERS aus dem mittleren Jura von Yorkshire. Nach CARRUTHERS.

auch trotz neuerdings vorgenommener Mazeration noch nichts Genauereres bekannt geworden („*Androstrobos*“ *Scotti* s. *Lycostrobus*).

Von weiblichen Blüten sind sowohl solche vom *Cycas*-Typus (Fig. 218), als auch zapfenförmige bekannt. Die ersteren sind im Rhät-

Jura verbreitet (*Cycadospadix* SCHIMPER, Fig. 218)<sup>1)</sup> und weisen eine vollkommene Analogie mit den heutigen Formen auf; auch die Samenzahl war verschieden wie heute<sup>2)</sup>. Zapfenförmige Blüten sind unter verschiedenen Namen beschrieben worden; Fig. 219 zeigt einen der unter dem Namen *Beania* aus dem Jura bekannten Zapfenreste, deren Analogie mit *Zamia*-Zapfen trotz des weit lockereren Aufbaus unverkennbar ist; es ist aber immerhin noch möglich, wie NATHORST meint, daß es sich da um männliche Blüten handelt, da die Samen der einen Art eine eigentümliche Granulierung zeigen, die auf Pollen hindeuten könnte. Auch die Stellung der ähnlichen eigenartigen *Stenorhachis*-Arten (Schonen, Rhät-Lias) ist zweifelhaft (vgl. Ginkgophyta). Klarer sind dagegen die aus der Kreide von Böhmen stammenden Zapfen, die VELENOVSKY (Gymnospermen böhm. Kreideformat. 1885, p. 6, t. III, 5, 7 usw.) als *Microzamia gibba* bezeichnet hat. Es sind längliche Zapfen etwa von *Zamia*-Struktur, auch mit je 2 Samen pro Sporophyll und mit 2 Höckerchen auf den Schildchen, entfernt an unsere *Ceratozamia* (Fig. 217b) erinnernd. Die Gattung muß aber doch von Zamieen ganz verschieden gewesen sein, da die Zapfen an verzweigten Achsen saßen.

Andere Blütenreste, die nicht zu den Bennettiteen gehören.

Über *Cycadocarpidium* NATHORST, einen Zapfen von *Zamia* analogem Bau, bei dem jedoch die Sporophylle nicht schildförmig sind, sondern lang-spreitig endigen, ist hinten bei *Podozamites* näheres mitgeteilt. Man könnte bei *Cycadocarpidium* auch an Koniferenverwandtschaft denken, wie SEWARD angedeutet hat (Foss. pl. IV, S. 451).

Besonders bemerkenswerte Cycadophytenblütenreste hat ganz neuerdings KRASSER aus dem Lunzer Keuper bekannt gemacht (Denkschr. Wien. Akad. 94, 1917, S. 489, und 97, 1919, S. 1ff.), über die hier einige kurze Mitteilungen gemacht seien. Er hat sowohl Mikro- als Makrosporophylle beschrieben. *Lunzia austriaca* sind einzelne Mikrosporophylle mit kräftiger Rachis und zahlreichen paarweise angeordneten Fiedern, die an der Innenseite zahlreiche in (? 4) Längsreihen angeordnete kurzgestielte Pollensäcke tragen; die Fiedern sind zungenförmig, die „Antheren“ länglich, mit zwei Hälften, die je noch Fächer

<sup>1)</sup> Der eigentümliche „*Cycadospadix milleryensis* RENAULT aus dem Rotliegenden von Autun hat mit eigentlichen *Cycadospadix* nichts zu tun. Es ist ein eigentümlicher weiblicher Gymnospermenzapfen unbekannter Zugehörigkeit (RENAULT, Flore foss. Autun u. Epinac, S. 329), von KRASSER kürzlich als *Autunia* abgesondert.

<sup>2)</sup> Der von HEER zu *Pseudocycas* gezogene Blütenrest aus der Kreide Grönlands, der auch in der ersten Auflage dieses Buches mitabgebildet ist (S. 277, Fig. 271), hat sich nach SEWARD und NATHORST als unbestimmbares anorganisches Gebilde herausgestellt, ist also auszuscheiden.

aufweisen. Die Pollenkörner sind länglich, wie die der meisten Cycadeen und Bennettiteen mit Längsfalte. Bei diesem Typus war also auch das männliche Organ nicht von Zapfenform, sondern noch mehr farnähnlich. *Pramelreuthia Haberfelneri* KRASSER ist ein sehr lockerer „Zapfen“ mit langstieligen löffelförmigen Sporophyllen mit Pollenbehältern an der Unterseite; sie erinnert am ehesten an Crossotheken des Karbons.

Als weibliche Fruktifikation wird *Haitingeria Krasseri* (SCHUSTER) KRASSER angegeben; zu dieser Gattung zieht KRASSER auch einige Stücke aus dem Rhät-Lias von Tonkin und Ostindien. Es sind tief fiederlappige Blätter, die zahlreiche Samen an den Rändern der Abschnitte tragen; in der Knospelage ist das Gebilde dütenartig eingedreht. Man kann sie mit *Cycas*-Makrosporophyllen vergleichen (*Cycadospadix*), jedoch ist die Zahl der Samen viel größer und die Insertion dieser anders. —

Hier kann man auch den vom Verfasser als *Bernettia* angegebenen Typus noch nennen, von dem allerdings nur als Hüllblätter zu denkende gewölbte Blätter bekannt sind, die an der Innenseite Eindrücke von Zapfenschildern aufweisen, also wahrscheinlich fertile Organe dicht umschlossen haben. Es ist aber von diesen selbst noch nichts bekannt (GOTHAN, Unter-Liass. Fl., Nürnberg 1914, S. 146).

Stammreste von Cycadophyten. In mesozoischen Schichten, besonders im Jura hat man eine größere Anzahl von meist zylindrischen, mit kürzeren oder längeren Blattfüßen nach Art unserer Cycadeenstämme besetzte Stammstücke gefunden, die z. T. auch Struktur zeigen. Man hat sie mit verschiedenen Namen belegt wie *Bucklandia* PRESL, *Cylindropodium*, *Fittonia*, *Clathropodium*, ohne daß befriedigende Merkmale für die einzelnen Gattungen angegeben werden können. Mit SEWARD (Foss. plants III, S. 480) verwendet man passend aus Prioritätsgründen für alle solche Stämme den Namen *Bucklandia* PRESL. Ein Teil davon wird wohl zu Cycadeen im heutigen Sinne gehört haben und also als Blüten *Cycadospadix* und ähnliche getragen haben. Im allgemeinen waren die Stämme kürzer als die heutigen Cycadeen, speziell der *Cycas*-Arten. Zuweilen bietet es sogar Schwierigkeiten, derartige Stämme von den *Cycadeoïdea*-Stämmen der Bennettiteen zu unterscheiden, indem es, wie SEWARD hervorhebt, möglich ist, daß das Fehlen der Blüten zwischen den Blattfüßen, die *Cycadeoïdea* charakterisieren, auf dem noch nicht blütenreifen Stadium solcher Stämme beruhen kann. Ein solcher in seiner Stellung zweifelhafter Stamm ist z. B. *Cycadeoïdea gigantea* SEWARD, etwa 1<sup>1</sup>/<sub>4</sub> m hoch und 1 m dick (SEWARD, Quart. Journ. G. S. 53, 1897, S. 22) aus dem englischen Wealden. Bei einigen mit Struktur erhaltenen Stämmen dieser Art fand STOPES (Catal. Cretac. Flora Brit. Mus. London II, 1915) abgesetztes Dickenwachstum wie bei *Cycas*. Ein sehr eigenartiger Typus, der von ihr auch (a. a. O.) in die

Verwandtschaft von Cycadophyten gebracht wird, ist *Colymbetes Edwardsi* STOPES, ein strukturzeigender Stamm mit Holzkörper und Mark, bei dem im Holz regelmäßig Zonen mit vertikal (also normal) verlaufenden Holzzellen mit solchen aus horizontal-tangential gerichteten Holzzellen abwechseln; die Markstrahlen machen diesen Verlauf mit, nicht aber die geradewegs in radialer Richtung durchgehenden zahlreichen Blattspuren. Die Struktur kann daher bei dem regelmäßigen Wechsel nicht als durch Pressung oder sonst nachträgliche Umlagerung erklärt werden; ein Analogon ist weder in der lebenden noch fossilen Flora bekannt. Ob der Stamm zu den Cycadophyten gehört, ist wohl kaum sicher, etwas anderes als eine Gymnosperme kann er aber auch nicht sein. Das Stück stammt aus der unteren Kreide Englands (Aptien).

Außer den mit Blattfüßen versehenen Stämmen selbst findet man auch gelegentlich Markkörper davon, die mit dem Namen *Cycadomyelon* SAP. bezeichnet werden. *Cycadolepis* SAP. werden einzelne Schuppenblätter von Cycadeen-Habitus genannt, die sich ebenfalls, oft ziemlich dick, im Mesozoikum finden. Schließlich sei hier noch bemerkt, daß ein Teil der genannten Stammreste auch zu Bennettiteen gehört haben wird, da ja Formen wie *Williamsonia* die Blüten nicht zwischen den Blattfüßen trugen, sondern wahrscheinlich in terminalen oder achselständigen Infloreszenzen.

Blattreste von Cycadophyten. Bezüglich der Beblätterung der fossilen Cycadophyten ist zu bemerken, daß sich in vielen Fällen die genauere systematische Zugehörigkeit nicht feststellen läßt. Für eine Anzahl davon weiß man, daß sie zu den Bennettiteen gehört haben; welche Typen zu den echten Cycadeen gehört haben, ist schon viel schwieriger zu sagen. Außerdem kommen aber noch Formen in Frage, die man bisher im Zusammenhang mit all diesen Blatttypen behandelt hat, bei denen aber auch noch eine Zugehörigkeit zu anderen Gymnospermengruppen in Frage kommt. Hierzu gehören auch eine Reihe der farnartigen Typen, die S. 144ff. betrachtet wurden. Bei dieser Unsicherheit hat man für die Cycadophyten ähnlichen Blattformen ein ähnliches künstliches System angewandt, wie es bei den karbonischen Farn- und Pteridospermenblättern in Gebrauch ist. Wir führen daher diese Blatttypen im Zusammenhang vor und bemerken jeweils, ob die nähere Zugehörigkeit oder der Zusammenhang mit anderen Fossilien bekannt ist. Die meisten Formen finden sich naturgemäß im Mesozoikum; fast alle haben mehr oder weniger lederige Konsistenz und eignen sich daher vortrefflich zur Herstellung von Epidermispräparaten nach der Mazerationsmethode.

1. *Pterophyllum* BRONGNIART. Blätter lineal, länger als breit, seitlich der Achse angeheftet, breit ansitzend, mit feinen gleichartigen Paralleladern, die am Grunde gegabelt sein können. Achse oft quer-

rifflig. Der älteste Typus der Cycadophytenblätter, der schon in einzelnen Vorläufern im Permokarbon erscheint (*Pteroph. blechnoides* SANDB. im Schwarzwald u. a.), dann im älteren Mesozoikum fast allein vorhanden ist; im Rhät zahlreich, im Jura rapide abnehmend, bis zum Wealden (Fig. 220). Im Keuper ist bei uns häufig *Pt. Jaegeri* BRONGN., eines der letzten Pterophyllen ist *Pterophyllum Lyellianum* des Weald. Was die Homogenität der *Pterophyllum*-Gruppe angeht, so ist zu bemerken, daß offenbar eine Sammelgattung vorliegt, worauf besonders die Epidermis-Strukturen hinweisen (S. 4 und 278). Bei den älteren Typen nämlich sieht man einfache polygonale geradwandige Zellen, während die jüngeren, z. T. wenigstens, geschlängelte Zellwände besitzen und sich darin dem folgenden Typus anschließen, wie *Pteroph. angustum* BRAUN sp. (= *Braunianum* GÖPP.) des Rhät-Lias. Andere bemerkenswerte *Pt.*-Arten sind *Pt. aequale* BRONGN. (Rhät-Lias), ferner großfiederige Arten, wie *Pt. Braunsi* SCHENK. Es sind zahlreiche Arten beschrieben worden, z. T. schwierig zu unterscheiden. Diejenigen mit gewellten Epidermiszellen gehören vielleicht zu den Bennetitteen. Die älteste Form ist im obersten Teil des mittl. Prod. Karbons gefunden (ARBER, Geol. Mag. 1912, S. 98), dann hie und da im Rotliegenden; am häufigsten im Keuper und Lias; später spärlicher bis zum Wealden.

2. *Anomozamites* SCHIMPER. Wie vorige Gattung, aber mit viel kürzeren Fiedern (etwa so breit wie lang oder breiter), Adern oft am Grunde besonders deutlich gegabelt. Fiedern öfter verschieden groß und streckenweise zusammenhängend, also Zerteilung des Wedels unregelmäßig. Vorkommen seit dem Rhät-Lias bis etwa zum Wealden. *Anomozamites angustifolius* NATH. (Rhät-Lias von Schonen) ist die Beblätterung von *Wielandiella angustifolia* (S. 289) und die Anomozamiten dürften überhaupt zu den Bennetitteen gehören; Epidermis mit schlängeligen Zellwänden (wie Fig. 1a). Durch Verwachsung aller Segmente eines *Anomozamites* geht der

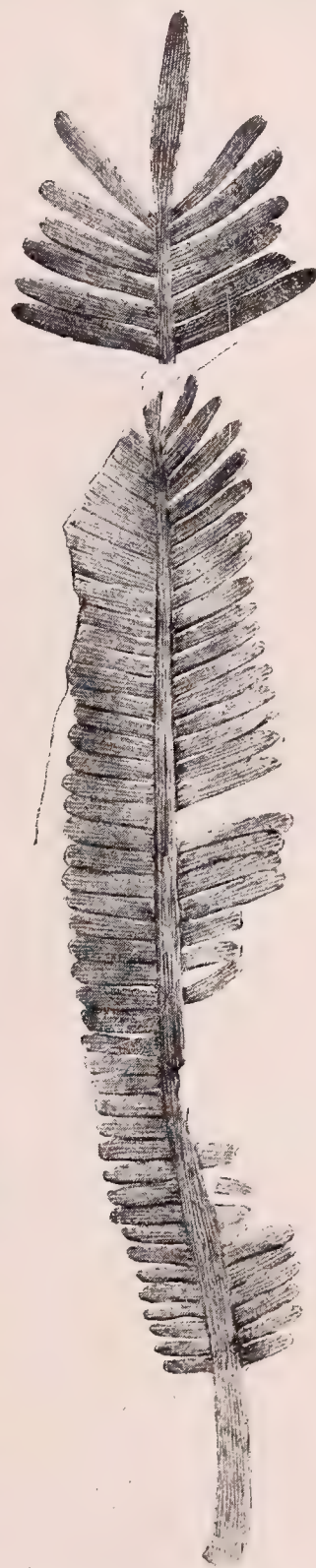


Fig. 220. *Pterophyllum longifolium* HEER. Lunzer Keuper (Nied.-Österreich). Verkl.

*Taeniopteris*-Typus hervor, von dem schon S. 102 die Rede war. Bei den jüngeren *T.*-Arten wie *T. vittata* BRONGN. hat man auch ähnliche Epidermis-Struktur wie bei *Anomozamites* festgestellt, und sie sind offenbar z. T. näher verwandt (vgl. THOMAS und BANCROFT, Trans. Linn. Soc. Lond. B. 1913, S. 188). — *Taeniopteris* stellt also z. T. nur einen Grenzfall von *Anomozamites* dar, und teilweise ist ihre Zugehörigkeit zu den Bennettiteen auch erwiesen; so gehört wohl *T. vittata* BRONGN. zu *Williamsoniella* THOMAS (s. diese). Bei den palaeozoischen Arten kann man wohl am ehesten eine Zugehörigkeit zu den Pteridospermen annehmen. Daß die früher oft als *Taeniopteris* bezeichneten *Danaeopsis*, *Marattiopsis*-Arten nichts damit zu tun haben, wurde schon S. 101 gesagt.

3. *Dioonites* GÖPPERT. Wedel *Pterophyllum*-ähnlich, Blättchen aber sehr schmal, dicht gedrängt, frei, mit mehreren Längsadern, der Oberseite der Achse angeheftet; Epidermis-Struktur ähnlich wie beim vorigen Genus. Die Art der Anheftung hat bei dieser Gattung zu Verwechslungen mit schmalblättrigen *Nilssonia*-Arten geführt, mit denen die Gattung aber nichts zu tun hat. Sie ist wenig häufig im Jura,



Fig. 221. *Ptilophyllum acutifolium* MORR.  
Wedelstückchen,  $\frac{2}{3}$ . Jura. Nach HALLE.

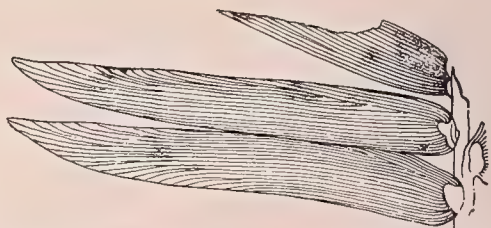


Fig. 222. Wedelstück von *Zamites Fe-  
neonis* BRONGN., Ober-Jura.

etwas mehr im Wealden gefunden worden (*D. abietinus* GÖPP., *D. Dunkerianus* GÖPP.). Der Name stammt von der Ähnlichkeit des Blattes mit dem der lebenden Cycadee *Dioon edule*.

4. *Ptilophyllum* MORRIS (Fig. 221). Blättchen meist nicht groß, jedenfalls kleiner als die meisten Zamiten, oft schwach sichelförmig gekrümmt, zugespitzt, mit einfacher Längsaderung; oberer und unterer Basalrand herabgezogen, die Blättchen aber doch breit ansitzend, auf der Achsenoberseite angeheftet. Die Wedel sind im mittleren Jura der Gondwana-Gebiete sowohl wie auch anderweit sehr verbreitet; ihre Zugehörigkeit zu *Williamsonia*-Blüten ist zweifellos erwiesen. Am häufigsten ist das weit verbreitete *Ptiloph. pecten* PHILL. sp. (= *Pt. pectinoïdes* MORR. sp.).

5. *Zamites* BRONGN. Blättchen an der Basis oberwärts und unterwärts abgerundet, der Achse seitlich oder oberseits angeheftet, oft mit einer kleinen Basalverdickung. Blättchen lang-dreieckig bis parallelrandig, zugespitzt; Aderung wie *Pterophyllum*. Jura und untere Kreide. Die Blätter gehören z. T. sicher zu Bennettiteen, insbesondere *Zamites*



*gigas* L. u. H. sp. zu *Williamsonia gigas* des Yorkshire-Oolith. *Zamites Feneonis* BRONGN. im oberen Jura (Fig. 222). Als besondere Gattung wird unter den Zamiten meist behandelt:

6. *Glossozamites* SCHIMPER, von der vorigen Gattung durch zungenförmige, abgestumpfte Blättchen verschieden. Scheint wesentlich auf die untere Kreide beschränkt zu sein.

7. *Otozamites* F. W. BRAUN. Blättchen paralleladrig, neuropterisch bis cyclopteridisch, an der Basis oft oberwärts „gehört“, die Basis der tiefer stehenden Blättchen die oberen deckend. Anheftung an der Oberseite der Achse (Fig. 223 *a, b*). Die Gattung ist sehr formenreich und manche Arten sind recht variabel, daher oft schwer trennbar. Die Epidermis-Struktur zeigt geschlängelte Zellwände wie viele der vorgenannten. Die meisten Arten gehören wohl zu den Bennettiteen; sie standen büschelförmig zusammen, wie auch Zamiten und Ptilophyllen (vgl. ZIGNO, Flora form. oolith. II, t. 35). Der von SCHUSTER be-

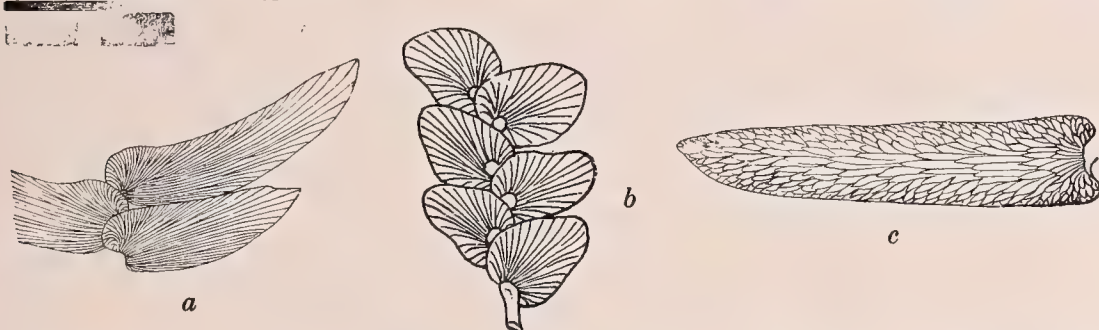


Fig. 223. *a* *Otozamites brevifolius* BRAUN, Rhät-Lias v. Franken, *b* *Otozamites Trevisani* ZIGNO, Lias, *c* *Dictyozamites indicus* FEISTMANTEL, Jura Ostindiens. Nach SAPORTA, ZIGNO und FEISTMANTEL.

hauptete Zusammenhang mit *Weltrichia* ist unerwiesen. Rhät bis untere Kreide, hier die großblättrigsten Arten (*O. Klipsteini* DUNK. sp.).

8. *Dictyozamites* OLDHAM (Fig. 223 *c*). Deckt sich wesentlich, auch in der Epidermisstruktur (Fig. 1 *a*) mit der vorigen Gattung, hat aber einfache Maschenaderung, daher einer (mitteladerlosen) *Linopteris* ähnlich. Die Gattung wurde früher als charakteristisch für die Gondwana-Fazies Indiens angesehen, ist aber seither in Japan, England, Bornholm und in Südamerika gefunden worden, allerdings in geringerer Menge als in Ost-Indien. Jura.

9. *Podozamites* F. W. BRAUN (Fig. 224 *a*). Blätter (? Zweige) einmal fiederig; Blättchen meist lanzettlich, feinparalleladrig. Blätter am Grunde öfter von Schuppen eingehüllt. Es scheint neuerdings nach NATHORST (Kgl. Sv. Vet. Handl, B. 46, No. 8), als ob *Podozamites* dimorphe „Blätter“ gehabt habe, die gewöhnliche Form (Fig. 224 *a*) mit zweizeiliger Beblätterung, und dickere Sprosse mit spiralig verteilten Blättern. Darnach würde es sich bei *Podoz.* um Sprosse, nicht um

Blätter handeln. Bezüglich der systematischen Stellung ist *Podoz.* bald zu den Cycadophyten, bald zu den Koniferen gestellt worden. Neuerdings jedoch, wo man mehr und mehr erkannt hat, daß die als *Cycadocarpidium* NATH. (Fig. 224b) bekannten Fruchtblätter zu *Podozamites* gehören, ist auch von diesem Standpunkte aus die Verwandtschaft mit

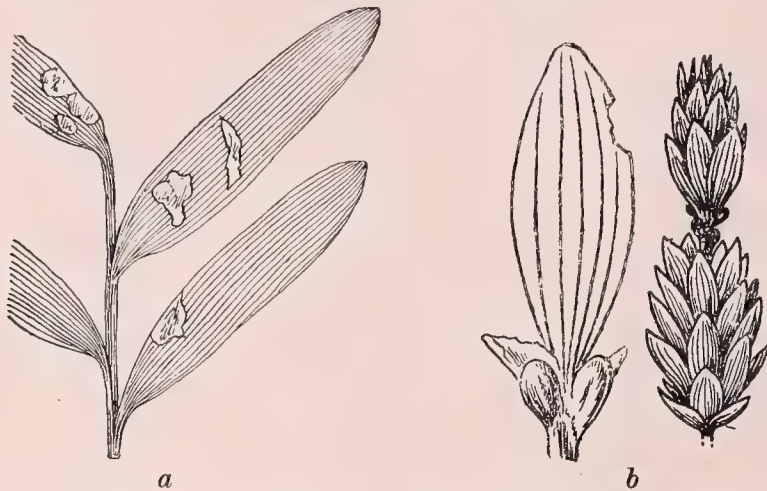


Fig. 224. *a* *Podozamites distans* (PRESL) BRAUN, Rhät-Lias v. Franken ( $\frac{2}{3}$ ); *b* *Cycadocarpidium Erdmanni* NATH., Rhät, Schonen. Links einzelnes Fruchtblatt ( $\frac{3}{1}$ ), rechts rekonstruierter Zapfen. Nach SCHENK (*a*) und NATHORST (*b*).

den Cycadophyten deutlicher, wiewohl die spiralig beblätterten Zweige mehr koniferoid sind; SEWARD weist auch auf die Möglichkeit von Beziehungen von *Cycadocarpidium* zu Koniferen hin, wobei die Fruchtblätter mit Fruchtschuppen eines Koniferenzapfens zu homologisieren wären. Die Cycadocarpidien, von mehreren Fundorten im südlichen

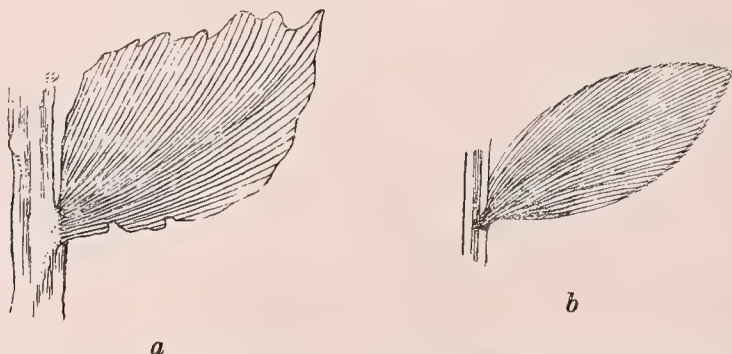


Fig. 225. *a* *Sphenozamites Rossii* ZIGNO, Lias; *b* *Plagiozamites*-Blatt aus dem Permokarbon.

Schweden und auch aus Indochina bekannt, waren Zapfen mit dem Bau von *Zamia*, nur daß die zweisamigen Sporophylle nicht mit Terminalschildchen, sondern mit einer langen, lanzettlichen Spreite vom Habitus der *Podoz.*-Blätter endigten. Die Cycadocarpidien mit ihren halb koniferen-, halb cycadeenartigen Charakteren sind ohne Zweifel sehr interessante Funde; NATHORST (a. a. O. S. 9) sagt, daß *Podozamites* ge-

wissermaßen eine Zwischenstellung zwischen Koniferen und Cycadophyten einnimmt. Die Podozamitenblätter finden sich sehr häufig vom Rhät bis zum mittleren Jura (besonders *Podoz. distans* PRESL und *lanceolatus* L. u. H. sp.), selten noch im Wealden. Die Angaben über das Vorkommen in der oberen Kreide beziehen sich auf isolierte Blätter unklarer Verwandtschaft, die man besser unter dem Sammelnamen *Desmiophyllum* SOLMS zusammenfassen sollte (S. 257).

10. *Sphenozamites* BRONGNIART. Fiedern meist groß, breit-rhombisch, mit gezähneltem Vorderrand (selten ungezähnt), mit gegabelten, fächerigen Adern. Seltener Formen, angeblich schon im Perm, mehr aber im unteren Keuper und unteren Jura (Fig. 225 a). Verwandt mit diesem Typus sind vielleicht die als *Sewardia* ZEILLER (*Withamia* SEW.) bezeichneten Typen (Wealden).

11. *Plagiozamites* ZEILLER. Fiedern etwa zungen- bis rhombenförmig, paralleladerig, mehr oder minder stengelumfassend, am Rande fein fransig. Nach STERZEL (s. S. 260) kann man daran denken, daß die Plagiozamiten in Wahrheit nur verkappte Noeggerathien sind. Hie und da im Permokarbon (Fig. 225 b).

12. *Cycadites* STERNBERG. Unter diesem Namen faßt man cycadophytenartige Blätter mit nur einer (dicken) Mittelader zusammen, also vom Typus des *Cycas*-Blattes. Sie treten vom Rhät auf bis zum Wealden, auch noch in jüngeren Formationen, wo sie zum guten Teil zum lebenden Genus *Cycas* gehören dürften (*Cycas Fujiiana* YOKOYAMA, Journ. Coll. Sci. Tokyo, 1911, XXVII, No. 20, t. I, 7 aus dem älteren Tertiär). Die mesozoischen Cycaditen werden wohl auf die als *Cycadospadix* bezeichneten Fruchtblätter bezogen, was möglich ist; man muß aber selbst noch mit Cycaditen der oberen Kreide vorsichtig sein, und dies zeigt am besten

13. *Pseudocycas insignis* NATHORST aus der oberen Kreide Grönlands, von der schon S. 270 die Rede war. Bei diesem Cycaditen zeigte NATH. (Kgl. Svenska Vet. Ak. Handl. 42, Nr. 5, 1907), daß in Wahrheit zwei dicht nebeneinander herlaufende „Mitteladern“ vorhanden sind, zwischen denen in einer eingesenkten Partie die Stomata liegen; es kann sich also gar nicht um *Cycas* handeln, wie HEER meinte. Über die Wertlosigkeit des von HEER dazugezogenen „Fruchtblatts“ s. S. 270. Durch neuere Untersuchungen von HOLDEN und HALLE (Geol. Fören. Förhandl. 1915, S. 494) hat sich ergeben, daß auch die Wealden-Cycaditen (*C. Roemeri* SCHENK, *C. Saportae* SEW.) ebenfalls auf Grund der Blattstruktur dem *Pseudocycas*-Typus angehören, der also in der unteren und oberen Kreide nachgewiesen ist.

Bemerkung. Daß eine Anzahl von den S. 144 behandelten Blattformen zu den Cycadophyten gehören dürften, wurde schon oben gesagt;

es kommen dafür besonders *Ctenopteris*, *Ptilozamites*, *Ctenis* und *Pseudoctenis* in Betracht, die ebensogut hier hätten aufgeführt werden können.

Vermöge der lederigen Struktur vieler der vorgenannten Blätter, die in der starken Kutinisierung der Blattepidermen ihren Ursprung hat, bieten die Blätter vortreffliches Material zur Herstellung von Epidermis-Präparaten (Fig. 1a). Ja bei dem eindringlicheren Studium dieser Präparate scheint es, als ob diesen Strukturen einmal ein Wert in systematischer Hinsicht zukommen wird. So hat NATHORST (Palaeob. Zeitschr. I, 1, 1912, S. 35) den Versuch gemacht, geradezu Reihen von Blatt-

typen aufzustellen, die auf Strukturübereinstimmungen der Epidermen beruhen.

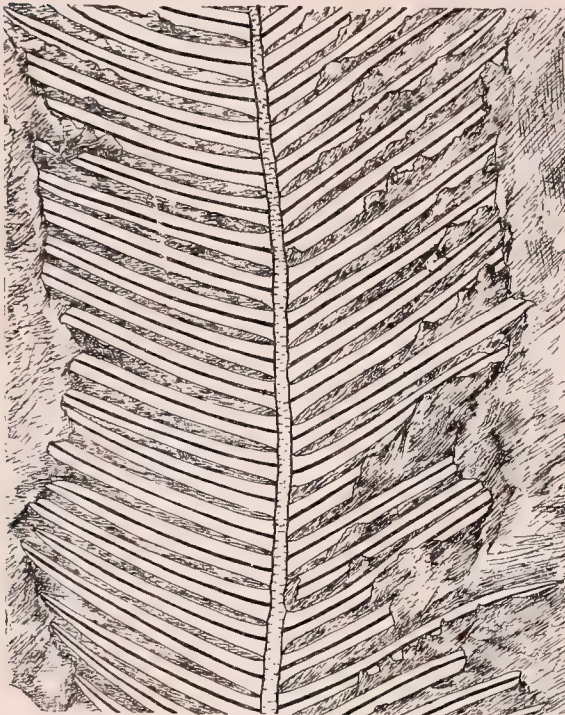


Fig. 226. *Pseudocycas Steenstrupi* (HEER)  
NATH. Obere Kreide Grönlands ( $\frac{1}{2}$ ). Nach  
HEER.

1. *Pterophyllum*-Reihe, d. h. die paläozoischen und echten Pterophyllen der Trias (Zellen polygonal, Wände glatt);
2. *Otozamites*-Reihe (*Otozamites*, *Dictyozamites*, *Ptilophyllum*, *Zamites*, *Anomozamites*) und gewisse „Pterophyllen“ des Mesozoikums (Rhät-Jura, Unter-Kreide). Zellenwände stark schlängelrig (Fig. 1a). Die Gruppe stellt das Gros der Bennettiteenbeblätterung <sup>1)</sup>;
3. *Ptilozamites*-*Ctenopteris*-Reihe (s. S. 146);
4. *Pseudocycas*-Reihe;
5. *Nilssonia*-Reihe, ganz abweichende und offenbar isolierte Gruppe (s. hinten).

Weitere Beiträge in demselben Sinne enthalten Arbeiten von NATHORST, ANTEVS, THOMAS und BANCROFT (Trans. Linn. Soc. VIII, 5, 1913) und GOTHAN (Abhdlg. Naturh. Ges. Nürnberg XIX, IV, 1914, S. 92 ff.) u. a.

## II. Bennettitales

Die Untersuchungen über diese Sippe haben seit Erscheinen der ersten Auflage eine solche Menge von neuen Resultaten gezeitigt, daß

<sup>1)</sup> Hierbei ist allerdings zu bemerken, daß, wenn *Westersheimia* (s. hinten) KRASSER eine Bennettitee gewesen ist und *Pterophyllum longifolium* HEER dazu gehört hat, auch einzelne Bennettiteen Blätter der *Pterophyllum*-Form 1 getragen haben würden.

diese Gruppe seither eine der wichtigsten der fossilen Pflanzen geworden ist, aus Gründen, die wir später besprechen werden. Die Gruppe hat sich von ungeahnter Vielgestaltigkeit erwiesen, und, obwohl wir wohl erst am Anfange unserer Kenntnisse über sie stehen, läßt sich doch bereits ein Einblick in die Gesamtverhältnisse geben.

Da die vegetativen Organe, besonders die Stämme, bei den einzelnen Gruppen ebenfalls sehr verschiedene Struktur, Verzweigung usw. zeigen, so ist es am besten, diese bei den einzelnen Gattungen zu besprechen. Die Gruppe hat vom Rhät, stellenweise schon im Keuper (Lunz), bis zur unteren Kreide fast auf der ganzen Erde eine wichtige Rolle in der Vegetation gespielt.

Die Gründe, weshalb die Bennettiteen mit den cycadeenartigen Gewächsen zusammengebracht werden, liegen in der Art der vegetativen Organe; die Stämme sind, soweit anatomisch bekannt, durchaus cycadoid; die Blätter gehören zu verschiedenen Typen der vorhin besprochenen Blatt-Arten, wo auch auf diese Verhältnisse Rücksicht genommen wurde (*Zamites*, *Ptilophyllum*, *Anomozamites*, *Taeniopteris* z. T., gewisse Pterophyllen, wahrscheinlich auch *Otozamites* und *Dictyozamites*). Nur in wenigen Fällen ist allerdings der Zusammenhang bestimmter Blattpyten mit bestimmten Bennettiteen bekannt (*Zamites* mit *Cycadeoidea* und *Williamsonia*, *Ptilophyllum* mit *Williamsonia*, *Anomozamites* mit *Wielandiella*, *Taeniopteris* wohl mit *Williamsoniella*). Es scheint, daß die zu den Bennettiteen gehörigen Blätter sich durch gewisse Eigentümlichkeiten der anatomischen Epidermis-Struktur auszeichnen, besonders die starke Undulierung der Zellenwände (Fig. 1 a); hiervon war schon eben die Rede, und wir werden im folgenden bei den einzelnen Gruppen noch das Nötige hinzufügen.

Gänzlich abweichend von den Cycadeen jedoch wie von allen bekannten Gymnospermen sind die Blüten; diese weisen der Gruppe eine selbständige Stellung neben den *Cycadales* an, was allerdings schon früher (vor 1900) von manchen Paläobotanikern vermutet worden war (SOLMS-LAUBACH u. a.). Heutzutage kann diese Frage als im obigen Sinne entschieden gelten.

1. *Bennettites* CARRUTH. und *Cycadeoidea* BUCKL. (einschließlich *Raumeria* GÖPP.). Das Äußere, die Stammanatomie und auch der Blütenbau von *Bennettites* und *Cycadeoidea* sind im Grunde ziemlich übereinstimmend, so daß es schwer ist, eine wirkliche, greifbare Differenz anzugeben. STOPES (Catalogue cret. fl. II. 1915, S. 295) hat in der Stammstruktur einen Unterschied gesucht, indem bei *Bennettites* mehrere Holzringe nach Art des *Cycas*-Stammes vorhanden sein sollen, während bei *Cycadeoidea* nur ein einziger nachweisbar ist, wie bei den von WIELAND beschriebenen Formen der amerikanischen Kreide. SEWARD (Foss. plants III, S. 371) hält diesen Unterschied nicht für genügend, und vielleicht

ist es besser, diesem Autor zu folgen und beide Gattungen zusammenzuziehen; sonst könnte man auch bei *Medullosa* (S. 135) die mit mehreren Holzringen versehenen Formen wie *Med. stellata* abtrennen, was wenig Zweck hätte. Überdies wäre mit losgelösten Blüten wie *Benn. Morierei* auch wenig anzufangen, da man den Stamm nicht kennt.

Die Stämme von *Bennettites* zeigen ein Mark, umgeben von mäßig dickem Sekundärholz, das von zahlreichen, ziemlich breiten Markstrahlen in einzelne, ungleiche Stücke zerlegt ist. Das Sekundärholz, meist nicht wie bei den Cycadeen hofgetüpfelt, sondern leiterförmig verdickt, ist nicht immer schwach entwickelt, da WIELAND z. B. bei *Cycas Jenneyana* einen dicken Holzkörper nachgewiesen hat, der koniferenholzähnlich, aber



Fig. 227. *Cycadeoidea Marshiana*, ca.  $\frac{1}{9}$ .  
Äußeres eines Stammstückes, mit Blüten zwischen  
den Blattfüßen. Untere Kreide Nordamerikas.  
Nach WIELAND.

möglicherweise nach Art des *Cycas*-Zuwachses entstanden ist. Die Blattbündel sind im Stamm einfach; sie teilen sich erst unmittelbar und schnell kurz vor dem Eintritt in die Blattbasis in mehrere Bündel, während bei den lebenden Cycadeen jedes Blatt zwei Bündel erhält, die eine Weile dem Umkreis des Stammes folgen, bevor sie in den Holzkörper eintreten. Es sind etwa 10—20 Leitbündel in der Blattbasis vorhanden, die aber meist weniger regelmäßige Anordnung zeigen als bei rezenten Cycadeen.

Außen sind die *Cycadeoidea*-*Bennettites*-Stämme (Fig. 227) mit zahlreichen Blattfüßen

bedeckt, die von Schuppenblättern umhüllt sind. Zwischen diesen finden sich in unregelmäßigen Abständen die Blütenorgane eingesenkt, deren Bau im Folgenden näher betrachtet werden soll. Sie sind stammbürtig und kamen also unabhängig von der Blattkrone am Gipfel zur Entwicklung; sie brachen anscheinend ziemlich gleichzeitig zwischen den Blattfüßen hervor, vielleicht erst im höheren Alter der Pflanzen.

Blüten. *Cycadeoidea* (*Bennettites*) *Gibsoniana* (CARR.) SEWARD. Wir beginnen mit dieser mit am längsten bekannten Art aus der unteren Kreide (Lower Greensand) der Insel Wight. Ihr ähnlich ist *Cyc. Morierei* (SAP. u. MARION) SEWARD, aus der unteren Kreide Nordfrankreichs, die aber nur in Form einer isolierten Blüte gefunden ist,

während *Cyc. Gibsoniana* als vollständiger Stamm mit Blüten darin bekannt ist. Die Blüte ist nur als weibliche bekannt und man weiß noch nicht, wie die männlichen Blütenteile dazu beschaffen gewesen sind; man könnte wohl nach Analogie anderer *Cycadeoïdea*-Arten eine gleichartige Beschaffenheit annehmen. Man hat jedoch keine Anhalte dafür, daß diese Blüten bisexuell waren, da Ansatzpunkte eines Quirls von männlichen Sporophyllen, wie sie an anderen *Cycadeoïdea*-Arten bekannt sind, daran nicht gefunden wurden.

Die weibliche Blüte von *C. Gibsoniana* ist kolbenförmig (Fig. 228), hat eine kurze, dicke Hauptachse, die in spiralförmiger Anordnung dicht gedrängte, mit Spreuschuppen bekleidete Hochblätter trägt; solche Spreuschuppen sitzen auch in Form eines dicken Filzes zwischen den Blattfüßen des Stammes. Diese Hochblätter zeigen im Querschnitt je 3 oder mehr parallele Leitbündel. Die eigentliche Blüte ist von den Hochblättern ganz eingeschlossen. Sie besteht aus einem gewölbten Blütenboden am Gipfel der Achse, der mit zweierlei Organen besetzt ist: einmal dünnen Stielen, die am Ende je einen orthotropen Samen mit 2 Kotyledonen tragen, der ein Integument besitzt, das sich nach außen in einer schmalen Röhre fortsetzt, die den Pollenkörnern von außen Zutritt gestattet; andererseits sind zahlreiche metamorphosierte Blätter vorhanden, die, zunächst stielförmig, sich am Gipfel keulenförmig erweitern. Die keulenartigen Anschwellungen schließen die Samen oder genauer deren Mikropylarröhren fast ganz dicht ein und sind untereinander am Gipfel eng verwachsen, zu einem stark kutinisierten „Panzer“, der auf der Oberfläche eine charakteristische Felderung zeigt, jedes Feld einem Gipfelteil dieser Gebilde entsprechend. Man kann sie als „Apophysen“ oder Interseminalschuppen bezeichnen (inter-

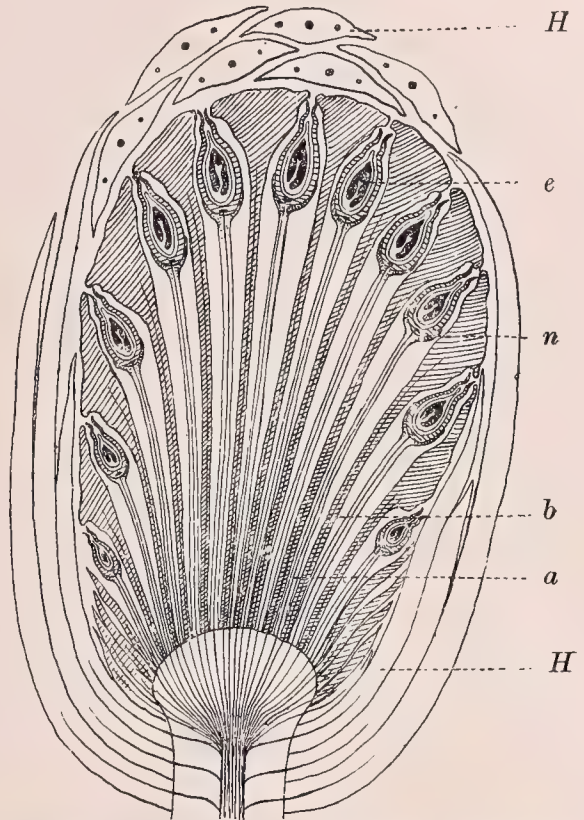


Fig. 228. *Bennettites (Cycadeoïdea) Gibsoniana* CARR. in etwa  $\frac{1}{2}$ . Längsschliff, rekonstruiert. *H* umhüllende Hochblätter, unten längs, oben quer durchschnitten, *e* Embryo der Samen, *n* napfartige Basis des Samens, *a* deren Stiele, *b* Stiele der Interseminalschuppen („Apophysen“), die oben keulig angeschwollen sind (schraffiert) und zu dem „Panzer“ verwachsen sind. Nach SOLMS restauriert und ergänzt.

untereinander am Gipfel eng verwachsen, zu einem stark kutinisierten „Panzer“, der auf der Oberfläche eine charakteristische Felderung zeigt, jedes Feld einem Gipfelteil dieser Gebilde entsprechend. Man kann sie als „Apophysen“ oder Interseminalschuppen bezeichnen (inter-

seminal scales, écailles interséminales). Die eben erwähnte Felderung des „Panzers“ ist sehr wichtig, da sie gestattet, die weiblichen Blüten auch in kohlgiger Erhaltung leicht zu erkennen (vgl. Fig. 231, 232b).

Während, wie oben erwähnt, Spuren männlicher Organe an diesen Blüten nicht bekannt sind, hat man solche an anderen sehr wohl gefunden. Schon SOLMS-LAUBACH hatte bei *Cyc. etrusca* Pollenkörner an der weiblichen Blüte klebend beobachtet. Bei „*Benn.*“ *maximus* CARR. hat STOPES (Phil. Trans. Roy. Soc. B. 208, 1918) einen Ring von Leitbündeln an der Basis der Blüte gefunden, die nach den bei *Cycadeoïdea* gefundenen Verhältnissen nicht anders als zu den Stamina gehörig angesehen werden können. Mit dem Funde solcher zweigeschlechtigen *Bennettites* wird die Annäherung an *Cycadeoïdea* noch größer. Ein eigentümlicher Typus ist von STOPES (a. a. O.) als *B. albianus* bekannt gemacht worden, mit 7 cm Durchmesser die größte bekannte *Bennettites*-Frucht mit etwa 600 Samen. Jeder Same ist hier umhüllt von röhrenförmigen Schläuchen, die STOPES als wasserspeichernde Organe deutet; außerdem besaß das Integument eine fleischige Außenschicht. Die Form gehört zu den jüngsten *B.*-Vorkommen (Albien), wo bereits die Angiospermenflora reich entwickelt war.

Die Kenntnis von *Cycadeoïdea* ist jedoch erst durch die glänzenden Untersuchungen WIELANDS an dem reichen Material aus der unteren Kreide Nordamerikas (Maryland, Virginia) vertieft worden (American fossil cycads 1906), die eine Fülle von ungeahnten Einzelheiten über die Organisation dieser Gewächse zutage gefördert haben. Die Stämme, die Blütenanordnung an diesen, waren ganz ähnlich wie bei den vorher behandelten, meist als „*Bennettites*“ abgesonderten Formen; die Stämme wiesen meist nur einen Holzring auf, außer in Fällen wie z. B. bei *Cyc. Jenneyana*, wovon schon die Rede war. Die Blüten waren auch hier zwischen Blattfüßen eingesenkt, und WIELAND hat sie, um die Blüteneinzelheiten durch Dünnschliffe sichtbar machen zu können, mit dem Diamantkronbohrer aus den harten, verkieselten Stämmen herausgeholt. Die Stämme waren länglich oder kurz knollenförmig, z. T. einfach, z. T. mit mehreren knollenförmigen Seitensprossen, die WIELAND mit den von japanischen Gärtnern gezogenen, klumpigen Zwerg-Cycasformen vergleicht.

Die Struktur einer solchen Blüte, in ihrem weiblichen Teil im Grunde genau wie die von *Cyc. Gibsoniana* konstruiert, betrachten wir an Hand der rekonstruierten Fig. 229 von *Cyc. dacotensis* MC BRIDE. Auch hier bemerkt man eine Anzahl im reifen Stadium der Blüte ausgebreiteter Hüllblätter, die hier mit haarartigen Fransen versehen sind, am Grunde der Blüte spiralig an der Achse sitzend. Darüber folgt der becherförmige, quirlige Staminalkreis, dessen einzelne Sporophylle nach Farnart gefiedert sind, jede Seitenfieder zwei Reihen von nieren-



förmigen Pollensäcken tragend. In der Jugend waren diese Mikrosporophylle eingerollt, wie die Farn- und *Cycas*-Blätter. Die Pollensäcke, in denen sich zahlreiche längliche, mit einer Längsfalte (wie bei anderen Bennettiteen und Cycadeen) versehene Pollen befanden, sind septiert und enthalten zwei Reihen von Kämmerchen, die miteinander verwachsen sind, etwa 10—20 an jeder Seite des Pollensackes, und weisen so eine unverkennbare Analogie mit den Synangien von *Marattia* auf. Die Öffnung erfolgte durch eine Längsspalte am Gipfel.

In dem Stadium der Pollenreife war bei den bisexualen Formen wie hier der weibliche Teil der Blüte noch nicht reif; die Mikrosporophylle, der ganze Staminalkreis, wurde oft abgeworfen, und man bemerkt dann an solchen Blüten nur noch die Ansatzstellen des ehemaligen männlichen Apparats. Jedenfalls wurden die weiblichen Organe erst später reif als die männlichen, so daß man von einer Art Proterandrie wie bei Angiospermenblüten sprechen kann. Wiewohl die Mehrzahl dieser nordamerikanischen *Cycadeoidea*-Arten bisexuell gewesen zu sein scheint, scheinen doch auch getrennt-geschlechtliche Blüten vorgekommen zu sein, wie es bei *Cyc. Gibsoniana*, *Morièrei* aus Europa der Fall war.

Die weibliche Blüte setzt sich wie bei den vorn geschilderten Typen aus dem Blütenboden, den „Apoophysen“ und den samentragenden Stielen zusammen. Die Samen hatten den gleichen Bau wie dort, also ein Integument, eine Mikropylarröhre am Gipfel, zwischen den „Panzerfeldern“ durchragend, 2 Kotyledonen, einen dikotylen Embryo, kein Endosperm usw. Die Samen sind hier ziemlich kurzgestielt, bei anderen Arten wiederum mit längeren Stielen.

Wie schon SOLMS-LAUBACH hervorhob (Einleit. S. 102), waren die GÖPPERTSchen *Raumeria*-Arten auch nichts weiter als *Cycadeoidea*-Arten; sie wurden in wenigen Stücken in der unteren Kreide von Schlesien und Galizien gefunden; es sind daran auch Mikrosporophylle wie bei den nordamerikanischen beobachtet, so daß vielleicht bisexuelle Blüten vorliegen (SCHUSTER, Sitzgsb. Bay. Ak. 1911, S. 489).



Fig. 229. *Cycadeoidea dacotensis* MC. BR. Längsschnitt durch eine rekonstruierte bisexuelle Blüte; an der Basis die fransigen Hüllblätter; darüber 2 Pollensackträger des Staminalkreises, links eingerollt, rechts ausgebreitet. Im Zentrum der (noch unreife) weibliche Blütenteil mit konischem Blütenboden und der Samenregion am Rande. Untere Kreide Nordamerikas. Nach WIELAND.

Was die Beblätterung von *Cycadeoidea* anbelangt, so hat darüber WIELANDS Material Aufschluß gegeben, der am Gipfel einiger seiner Stämme junge noch wenig entwickelte Blätter fand mit einer ähnlichen, aufrechten Jungform, wie man sie von *Dioon* und *Macrozamia* kennt, wo die Blätter nicht eingerollt sind. Sie dürften in erwachsenem Zustand an *Zamites Buchianus* ETTGSH. erinnert haben, der eine weltweit in der unteren Kreide verbreitete Cycadophyten-Blattform darstellt. Bei einer Form wurden 20—30, bei einer andern aber 60—100 Paare von Fiedern pro Blatt beobachtet.

Was das geologische Vorkommen des *Cycadeoidea*-Typus anbetrifft, so gehört dieser zu den jüngsten Bennettiteenformen. Die meisten Arten sind in der älteren Kreide, namentlich im Neocom-Aptien, selten noch Albien gefunden; einige Formen sind aber schon im oberen Jura beobachtet, wie *B. Morièrei*. Geographisch ist die Verbreitung sehr ausgedehnt (Nordamerika, England, Italien, Mitteleuropa usw.).

*Williamsonia* CARRUTHERS. Von dieser ebenfalls seit langem bekannten Gattung sind bisher mit Sicherheit nur eingeschlechtige Blüten bekannt geworden, obwohl Zweigeschlechtigkeit bei einigen Formen möglich ist, wie bei der viel diskutierten *W. gigas* CARR. und bei der *W. pyramidalis* NATH. (Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. 46, 4, 1911, S. 24). Die männlichen Blüten (Fig. 230) zeigen Teller- bis Becherform mit mehr oder weniger zahlreichen sternförmig angeordneten Lappen daran, die zugleich die Sporophylle darstellen; die Mikrosporangien (Pollensäcke), meist einierenförmig, sind an der Inner-(Ober-)seite befestigt, zweireihig beiderseits der Mediane der Lappen; meist einfache Pollensäcke, aber auch gefiederte kommen vor, an die von *Cycadeoidea* erinnernd. Diese Blüten waren gestielt oder ungestielt (Fig. 230). Die weiblichen Blüten waren halbkugel, birn- bis mehr kegelförmig und sind nach dem Muster der von *Cycadeoidea* konstruiert, aber fast nur in kohliger Form gefunden, außer der neuerdings von SEWARD bekannt gemachten *W. scotica* (Phil. Trans. Roy. Soc. B. 203, 1912, S. 101 ff.). Die weiblichen waren z. T. nackt, z. T. aber von einer Hülle von Blättern umgeben. Die einzelnen Typen sind recht verschieden, und einige davon sollen im folgenden näher betrachtet werden<sup>1)</sup>.

*Williamsonia gigas* (WILL.) CARR. Diese Art ist eine der am längsten bekannten und hat eine große Literatur hervorgerufen, die sich mit der Struktur des Blütenbaus befaßt. An deren Erforschung sind

<sup>1)</sup> Mit NATHORST verstehen wir im folgenden unter *Williamsonia* nur die Blüten; infolge des bekannt gewordenen Zusammenhangs solcher mit gewissen Blättern hat sich auch die Bezeichnung solcher als *Williamsonia* eingebürgert, was aber schon aus praktischen Gründen nicht empfehlenswert ist, wie auch die Bezeichnung von gewissen Anomozamiten als *Wielandiella*. Es sind hier z. T. dieselben Gründe bestimmend, die die Beibehaltung von *Lepidostrobus*, *Bothrostrobus*, *Lepidophyllum* usw. nötig machen.

besonders WILLIAMSON, SAPORTA, SEWARD, NATHORST, LIGNIER und ARBER beteiligt. Auch nach der neuesten kritischen Zusammenstellung durch SEWARD (Foss. plants III, S. 423) sind die Verhältnisse noch nicht klar, wie die nachgelassene Arbeit von E. A. N. ARBER zeigt (Ann. Bot. 33, 1919, S. 173). Die weiblichen Blüten<sup>1)</sup> bestehen aus einer Hülle von Sternform, die die weibliche Blüte umgab; diese besteht aus einer birn-kegelförmigen Achse, die öfter am Grunde noch mit den Samenträgern und den dazwischen befindlichen „Apophysen“ (inter-seminal scales) bekleidet ist; diese haben jedoch sicher ursprünglich den größeren Teil dieser Zentralachse bedeckt. Außen erkennt man noch gelegentlich die typische Bennettiteenfelderung. Am Gipfel ist eine

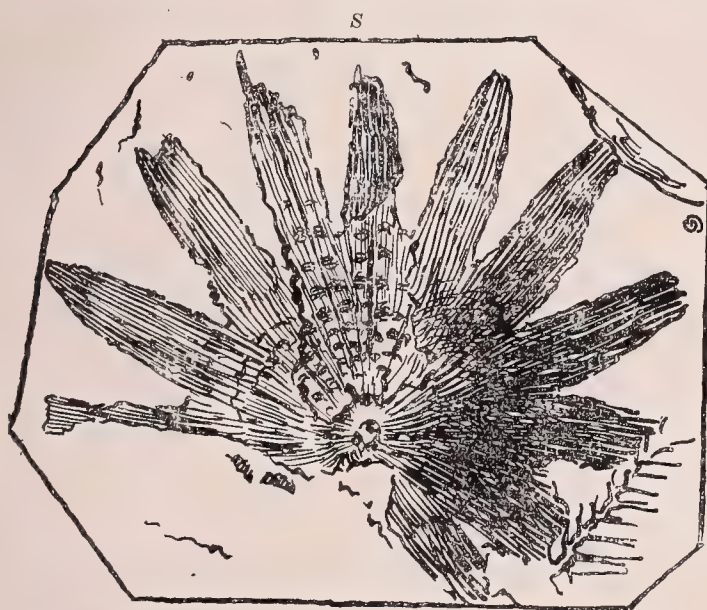


Fig. 230. *Williamsonia whitbyensis* NATH., Beispiel einer männlichen Blüte. Unterhalb von *S* sind an mehreren Sporophyllen Eindrücke von Pollensäcken (Synangien) oder von Rudimenten davon (im Innern des „Bechers“) sichtbar. Rechts unten daneben ein Stück von *Ptilophyllum pecten* PHILL. sp. Mittl. Jura von Yorkshire. Nach NATHORST, ca.  $\frac{1}{2}$ .

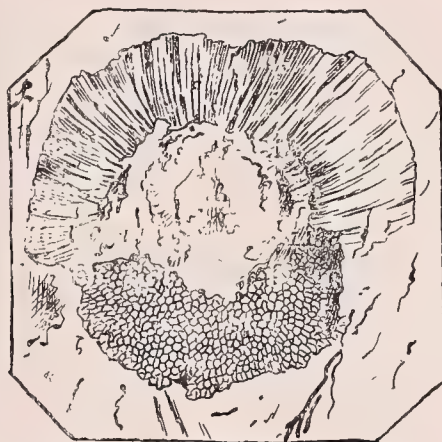


Fig. 231. *Williamsonia pecten* (LECK.) CARR., als Beispiel einer weiblichen *Williamsonia*-Blüte. Im unteren Teil ist die charakteristische Felderung des „Panzers“ mit Mikropylardurchtritten sichtbar (schwarze Pünktchen). Mittl. Jura von Yorkshire, ca.  $\frac{3}{2}$ . Nach NATHORST.

horizontale Anschwellung vorhanden, die angeblich ein ebenfalls becherförmiges, sternförmig-gelapptes (regenschirmförmiges) Organ ansitzend trug, das WILLIAMSON als „carpellary disk“ bezeichnete (Trans. Linn. Soc. 26, 1868, S. 672), da er es für das weibliche Organ hielt. Es erinnert, wie NATHORST nachwies, im Bau an *Williamsonia whitbyensis* NATH. (Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. 45, 4, 1909, S. 12; 46, 4, 1911, S. 15); die für Ansatzpunkte der „ovula“ gehaltenen Eindrücke sind Synangien-(Pollensack-)reste. Was WILLIAMSON als Abdruck der Unterseite seines „carpellary disk“ ansah, hält NATHORST für einer andern Pflanze angehörig,

<sup>1)</sup> Ursprünglich wurden diese für die männlichen gehalten und umgekehrt.

während SEWARD (Foss. plants III, S. 428) beide Dinge für dasselbe und also Mikrosporophyllträger hält. LIGNIER nahm ein steriles trichterförmig-sternförmig gelapptes Organ auf dem Gipfel der Blütenachse aufgesetzt an, indem er zugleich die Sterilität des „carpellary disk“ betont. Daß der „carpellary disk“ jedoch ein sexuelles Organ war, und zwar ein männliches, hat NATHORST durch die Analogie mit *Williamsonia whitbyensis* nachgewiesen. ARBER hat nun a. a. O. darauf hingewiesen, daß in den WILLIAMSONSchen Darstellungen zwei verschiedene Blütenachsen vorliegen, eine rein kegelförmige, an der noch die Reste der weiblichen *Bennettites*-Blüte beobachtet wurden, und die birnförmige, die bisher immer zur Grundlage der Rekonstruktionen von *Will. gigas* benutzt wurde. Er hält die erste mit ihren basalen Hüllblättern für die weibliche, letztere für die Achse der männlichen Blüte, auf der, wie oben erwähnt, oben der regenschirmförmige „carpellary disk“ aufsaß, so daß die Achse selbst eine Art „Gynophor“ bildete. Daß ein solcher Aufsatz vorhanden war, darauf deutet auch die Bemerkung von NATHORST (a. a. O. 1909, S. 13), der in einer Sammlung in England ein Stück mit Resten davon als Ansatz an der Achse gesehen hat. Das Stück ist aber noch nicht genauer untersucht worden. Nach SEWARD (Foss. plants III, S. 435) hat nun THOMAS in Paris ein Exemplar aufgefunden, das, an den Typus der *Will. whitbyensis* erinnernd, nach einwärts gerichtete Synangienreste aufwies, das er für eine monosexuelle, selbständige männliche Blüte hält. WIELAND dagegen hat versucht, die Blüte von *W. gigas* der *Cycadeoidea*-Blüte zu nähern, indem er eine basale Anheftung des „carpellary disk“ an der Blüte annahm, was aber nach der obigen Beobachtung von NATHORST wenig wahrscheinlich ist. Alles in allem weiß man also immer noch nicht genau, wie die Blüte ausgesehen hat, und auch nicht, ob sie bisexuell oder monosexuell war.

Betrachten wir nun noch kurz einige männliche *Williamsonia*-Blüten. *Will. whitbyensis* NATH.<sup>1)</sup> ist besonders interessant wegen ihrer Analogien mit WILLIAMSONS oben erwähntem „carpellary disk“. Die Zahl der Lappen des Sterns, der Sporophylle, ist etwa 15, die Blüte ungestielt. Die Sporophylle tragen, soweit sie freie Lappen bilden, je 1 Reihe Staubbeutel beiderseits der Mitte auf der Innen-(Ober-)seite, und zwar sind die Synangien einfach. Wo die Sporophylle unten verwachsen sind, sind keine Pollensäcke mehr vorhanden, sondern nur „Närbchen“, die von NATHORST als rudimentäre Staubbeutel aufgefaßt werden (Fig. 230). Solche sitzen auch an der gleichen Stelle beim „carpell. disk“. In *Will. spectabilis* NATH., wie die vorigen aus dem

<sup>1)</sup> Ähnliche Williamsonien wie *W. whitbyensis* mit „Rudimenten von Synangien“ im Zentrum des Bechers kommen auch im Lias von Steierdorf, Banat, vor (KRASSER, Denkschr. Ak. Wien 93, 1915, S. 1 ff.).

mittl. Jura von Yorkshire stammend, lernen wir eine *W.* kennen, bei der die Staubbeutel ähnlich wie bei *Cycadeoidea*  $2 \times$  gefiedert waren. Ähnlich *Will. whitbyensis*, die früher damit vereinigt war, ist *W. pecten*, zu der als Laub das häufige *Ptilophyllum pecten* gehört; sie war aber zarter gebaut, die Synangien kleiner, und diese setzten sich bis zum Zentrum des „Bechers“ fort, enthielten hier aber keine Pollenkörner; hierdurch wird die Deutung der oben erwähnten „rudimentären Synangien“ recht wahrscheinlich. Nachdem bei *W. gigas* die Frage der Bisexualität noch offen ist, wäre die einzige *Williamsonia*, bei der beide Fruktifikationen in derselben Blüte gesessen zu haben scheinen, *W. pyramidalis* NATH. (a. a. O. 1911, S. 24). Eine recht merkwürdige Form ist *Will. mexicana* WIELAND (Amer. Journ. Sci. 32, 1911, S. 461; Floralias. Mixteca alta, Mexico 1916), die einer *Campanula* ähnelt; am Gipfel ist die „Glocke“ in zahlreiche schmale Lappen geteilt, die je 2 Reihen gefiederte Pollensäcke tragen, also ähnlich *W. whitbyensis* und *Cycadeoidea*. In dem letztgenannten Werk hat uns WIELAND mit einer Fülle von *Williamsonia*-Formen bekannt gemacht, darunter auch kleinere mit nur 7—12 Lappen, auf die wir hier nicht näher eingehen können. In der Abhandlung im Amer. Journ. of Science hat er eine gedrängtere Darstellung über die Williamsonien überhaupt gegeben und dabei auch schon Mitteilungen über die mexikanischen Formen gebracht.

Weibliche Blüten von *Williamsonia* sind ebenfalls zahlreich bekannt und, wie schon vorn bemerkt, z. T. nackt, ohne Hüllblätter; sie zeigen die Organisation derjenigen von *Cycadeoidea*, was sich schon an der eigentümlichen Felderung des stark kutinisierten Panzers der Blüten zeigt. Die starke Kutinisierung läßt sehr schöne Mazerationspräparate davon gewinnen, die, ähnlich wie die von *Wielandiella* (Fig. 232 b) zwischen den Feldern die herausragenden Mikropylarröhren erkennen lassen, die zu den Samenanl. führten. NATHORST hat solche Präparate von mehreren *Williamsonia*-Arten bekommen; schon bei den ältesten Formen des Lunzer Keupers gelingen solche. Die Blütenform war meist halbkugelig bis mehr kegelförmig; der fertile Teil mit dem „Panzer“ umhüllte meist die Blütenachse ganz, nur bei einigen Formen wie *W. gigas* (auch *Williamsoniella*) überragte die Achse den fruktifizierenden Teil. Solche weiblichen Blüten sind von *Williamsonia pecten* CARR., ferner *W. Leckenbyi* NATH., *W. gigas* und anderen bekannt. Das WIELANDSche Werk (Mixteca alta) enthält auch eine Anzahl neuer Formen dieser Art.

Die älteste *Williamsonia* ist *Will. Wettsteini* KRASSER aus dem Keuper von Lunz (Nied.-Österr.), von der u. a. KRASSER in Sitzgsber. Wien. Ak. 1912, T. II, 9) einiges mitgeteilt hat; es ist ein nackter weiblicher Zapfen, mit auffällig großen Samen darin.

Interessant ist die schon vorn S. 234 erwähnte *W. scotica* SEWARD, die in strukturbietendem Zustand konserviert ist, ein weiblicher Zapfen,

mit zahlreichen Hochblättern dicht umgeben. Die Blüte am Gipfel der Achse zeigt *Cycadeoidea*-Bau und war also terminal. Die Hochblätter waren mit langen Haaren versehen und von solchen eingehüllt. Die weibliche Blüte zeigt nichts besonders Neues; man konnte an ihr die gestielten Samen, die Mikropylarröhren, die vorn verbreiterten „Apo-physen“ usw. deutlich beobachten. Samen waren noch nicht ausgebildet, da die Blüte unreif eingebettet wurde.



Fig. 232. *Wielandiella angustifolia* NATH. *a* Rekonstruktion eines Stückes der Pflanze mit der charakteristischen Verzweigung und den büschelförmig gestellten Blättern (*Anomozamites angustif.*), in deren Grunde das Blütenorgan saß. Der unterste Büschel läßt dieses erkennen. *b* Mazerationspräparat des Panzers des weiblichen, *Bennettites*-ähnlichen Organs, mit prachtvoll erhaltener Felderung und 2 Mikropylarröhren. Der weibliche eiförmige Zapfen saß wahrscheinlich dem birnförmigen Fortsatz der Blütenachse (*c*) auf; am unteren Teil von *c* das kragenförmige männliche Organ, aus verwachsenen Pollensäcken bestehend; *d* Pollenkörner daraus; *b*  $\frac{20}{1}$ , *c*  $\frac{250}{1}$ , *c* etwa  $\frac{1}{2}$ , *a* stärker verkleinert. Rhät von Schonen. Nach NATHORST.

Was die vegetativen Organe der Williamsonien anlangt, so war ja schon bezüglich der Blätter und Stämme vorne (S. 271 u. 273) etwas gesagt worden. *Will. gigas* hat man an Stielen mit breiten schuppigen Blättern ansitzend gefunden. Als Stämme gehören zu Williamsonien auch nach den Funden WIELANDS Formen des *Bucklandia*-Typus, der wohl terminal, z. T. an verzweigten Stielen, die Blüten getragen haben wird, so daß sie ähnlich wie bei *Cycas* in der Blattkrone gesessen haben

werden. Die Williamsonien treten zuerst mit den Vorläufern der Jura-Flora im Keuper auf (Lunz: *W. Wettsteini* KRASSER), sind im Jura weltweit verbreitet, im Wealden schon spärlich; jüngere Formen scheinen nicht bekannt zu sein.

*Wielandiella*-Gruppe. Als solche fassen wir hier dem Blütenbau nach verschiedene Formen zusammen, anscheinend meist bisexuelle, die sich im vegetativen Aufbau an *Wielandiella* anschließen: Stämme mit (falschen) Dichotomien, die in den Gabeln je ein Blütenorgan tragen, das von einem Büschel von Blättern umgeben ist, oder die Blätter sitzen spiralig am Stamm verteilt. Hierher gehören *Wielandiella* NATH., *Williamsoniella* THOMAS und, soweit die provisorischen Mitteilungen von KRASSER schließen lassen, *Westersheimia* (Denkschr. Wien. Ak. 94, 1917, S. 492).

*Wielandiella* NATHORST stellt eine der merkwürdigsten Formen der Bennettiteen dar und ist angesichts der glänzenden Materialien und Untersuchungen NATHORSTS eine der am vollständigsten bekannten Bennettiteen. Den Habitus der eigentümlich verzweigten Pflanze zeigt Fig. 232a. An den „Gabelstellen“ saßen in Schopfform Büschel von *Anomozamites*-Blättern (rechts auf der Figur z. T. fortgelassen), innerhalb deren am Grunde die Blüten, von Hochblättern umgeben. Diese bestanden aus einer birnförmigen Achse, deren Gipfel oft unbedeckt ist; es ist höchst wahrscheinlich, daß die *Bennettites*-ähnlichen Fruchtorgane ehemals auf dieser Achse darauf saßen, da der birnförmige Kopf dieser als solcher gar keinen Sinn hätte. Von dem Panzer dieser Frucht hat NATHORST wunderbare Präparate der „Apophysen“-Schilder (interseminal scales) mit den frei über den Panzer herausragenden Mikropylen gewonnen (Kungl. Svensk. Vet. Ak. Handl. 45, Nr. 4, 1909, t. 6, 4—11), also ähnlich wie bei *Williamsonia* (Fig. 232b). Bei den Exemplaren, die die Frucht abgeworfen haben, zeigt sich das pollentragende Organ reif, so daß man es hier wohl mit einer proterogynen Blüte zu tun haben wird, umgekehrt wie bei bisexuellen *Cycadeoideae*. Die Mikrosporangien sind zu einem kragenartigen Organ verwachsen, das am unteren Teile der birnförmigen Achse ansitzt (Fig. 232c); aus ihm hat NATHORST zahlreiche Pollenkörner gewonnen, denen der heutigen Cycadeen mit Längsfalte ähnlich. Man kann die Erfolge, die NATHORST mit Mazerationsmethoden an *Wielandiella* erzielt hat, als einen Triumph dieser lange vernachlässigten paläobotanischen Technik bezeichnen.

*Williamsoniella* THOMAS (Phil. Trans. Roy. Soc. B., 207, 1915, S. 113 ff.). Die durch die glücklichen Funde von NATHORST und HALLE im Yorkshire-Jura angeregten neueren Aufsammlungen von englischer Seite (THOMAS) haben auch diesen interessanten Typus zutage gefördert. Über den an *Wielandiella* erinnernden vegetativen Aufbau der Pflanze war schon oben gesprochen worden; die nach THOMAS gegebene Re-

konstruktion (Fig. 233a) gibt das Nähere zu erkennen. Die in den „Dichotomieen“ sitzenden Blüten sind bisexuell und im einzelnen abweichend von den bisher besprochenen konstruiert. Der zentral gelegene



Fig. 233. *Williamsoniella coronata* H. H. THOMAS. *a* Rekonstruktion eines Stücks der Pflanze mit *Taeniopteris*-Beblätterung, die wahrscheinlich dazu gehört hat ( $\frac{3}{8}$ ). In den Gabelungen die gestielten Blüten. *b* Einzelne Blüte, rekonstruiert (ca.  $\frac{1}{1}$ ); in der Mitte der weibliche Teil mit den strahlenförmig den birnförmigen Blütenboden umgebenden Samen und Interseminalschuppen; rings herum die Sporophylle mit je 2 Reihen á 3 Pollensäcken; daneben ein Sporophyll quer durchschnitten mit 2 sichtbaren Pollensäcken. *c* „Krone“ des Gynöceums, an der Basis die gefelderte Oberfläche des weiblichen Organs mit Mikropylardurchtritten (ca.  $\frac{5}{2}$ ). Mittl. Jura von Yorkshire. Nach H. H. THOMAS.



weibliche Teil besteht aus einer flaschenförmigen Achse und ist rings mit dem nach Bennettiteen-Art konstruierten weiblichen Organ besetzt; Samen und „Apophysen“ sind deutlich und erzeugen die bekannte „Feldierung“ des Panzers. Diese ist in Fig. 233 *c* deutlich sichtbar, die die kronenartige Übertagung der Achse über dem fertilen Teil darstellt. Die Mikrosporophylle, im Jugendstadium dem weiblichen Zentralorgan dicht angedrückt, standen später deutlich davon ab und wurden nach dem Öffnen der Synangien abgeworfen. Die Mikrosporophylle waren am Außenrand dick, die pollensacktragenden Teile schmaler und trugen an beiden Seiten etwa je 3 Pollensäcke (Fig. 233 *b*), aus denen THOMAS auch die rundlichen Pollen hergestellt hat. Die Blüten waren anscheinend nackt, wie die rekonstruierte Blüte zeigt. Als Beblätterung rechnet THOMAS die sich mit den Blüten dort regelmäßig zusammenfindende *Taeniopteris vittata* BRONGN. (s. S. 102) dazu; die Narben auf den Stämmchen zeigen, daß die Blätter mehr regelmäßig verteilt waren, also nicht wie bei *Wielandiella* schopfförmig standen. Alles in allem ist zwar der Zusammenhang einzelner zu *Williamsoniella* von THOMAS gerechneten Organe nicht so gut begründet, wie von NATHORST bei *Wielandiella*, indes doch im höchsten Grade wahrscheinlich. Die Blüte ist jedenfalls eine der interessantesten Bennettiteenformen, die wir kennen. Als eine *Williamsoniella* möchte THOMAS auch eine von NATHORST als *Williamsonia* (?) *Lignieri* beschriebene Form betrachten.

*Westersheimia* KRASSER a. a. O. scheint, wie vorn bemerkt, nach den Angaben des Autors sich ebenfalls hier anzureihen; doch scheint die Blüte nach den Angaben des Autors einem isolierten Typus angehört zu haben („Makrosporophyll ein Fiederblatt, dessen Fiedern als gestreckt maulbeerförmige Gebilde von *Williamsonia*-Struktur ausgebildet sind“); man darf jedenfalls auf das Nähere sehr gespannt sein.

*Wielandiella* ist im Rhät von Schonen, *Williamsoniella* im mittleren Jura von Yorkshire zuhause, während *Westersheimia* dem Lunzer Keuper angehört. —

*Cycadocephalus* NATHORST. Ein isolierter Typus ebenfalls des schwedischen Rhät-Lias, dessen Kenntnis ebenfalls auf NATHORST zurückgeht. Es sind bisher nur männliche Blüten bekannt; diese sind gestielt, umgekehrt birnförmig und bestehen aus zahlreichen bis fast zum Grunde freien Mikrosporophyllen, deren Pollensäcke zwischen dem Rand der Mittelader angeheftet sind. Die Pollensäcke sind schmal-lang-dreieckig und in einzelne Kammern durch Scheidewände geteilt, also ähnlich wie die von *Cycadeoidea*, und man hat sie ebenfalls mit Marattiaceen-Synangien, speziell *Danaea* (S. 61) verglichen. Die Größe dieser Blüten ist sehr verschieden; es sind zwei Arten, die eine etwa 9 cm, die andere nur halb so lang. Stämme, Blätter usw. von *Cycadocephalus* sind unbekannt. —

Außer den wichtigsten vorgenannten Typen der Bennettiteen gibt es noch einige weitere meist ungenügend bekannte z. B. neuerdings im fränkischen Rhät-Lias aufgefundene, wie *Piroconites* GOTH., ziemlich große weibliche Zapfen von Birnform, von denen man nur diese weiblichen Organe kennt, ferner sind Reste im deutschen und englischen Weald gefunden worden u. a. ganz unklarer Verwandtschaft.

*Weltrichia* F. W. BRAUN ist eine männliche Blüte, die an männliche Williamsonien sich anlehnt; sie ist seit langem aus dem fränkischen Rhät-Lias bekannt und war halb vergessen. Bei der Vielgestaltigkeit dieser ganzen Gruppe wird man offenbar noch vieles von der Zukunft zu erwarten haben.

Schlußwort zu den Bennettiteen. Obwohl nach dem Gesagten die Bennettiteen in der Beblätterung, der Stammanatomie u. a. echte Cycadeencharaktere zeigen, sind, wie wir sahen, die Blüten so ganz von den Cycadeenblüten, ja von denen aller anderen Gymnospermen abweichend, daß wohl die meisten Forscher ihnen heute einen selbständigen Platz neben den *Cycadales* anweisen, wie auch ENGLER in dem Syllabus der Pflanzenfamilien (z. B. 7. Aufl. S. 103). Man kann weiterhin in dem Blütenbau dieser Gewächse nicht verkennen, daß sie Charaktere aufweisen, die an angiosperme Pflanzen erinnern; die dichte Einschließung der Samen, wenn diese auch immer noch als „gymnosperm“ zu bezeichnen sind, sowohl wie die Zwitterigkeit mancher Blüten und deren Organisation weisen zu deutlich darauf hin, und dieser Eindruck wird noch vermehrt, wenn man an die sonst nur bei Angiospermen vorkommenden Erscheinungen der Proterogynie und -andrie bei *Wielandiella* bzw. *Cycadeoidea* denkt; wenigstens in bezug auf die letztere dürfte wohl kaum ein Zweifel an der Richtigkeit der Deutung WIELANDS sein; andererseits zeigt das Androeceum viel primitivere, z. T. geradezu farnhafte Charaktere, die aber durch den cycadeenartigen Pollen wieder gemildert werden. Schon früher hatten Forscher wie NATHORST eine Angiospermenähnlichkeit empfunden, indem NATHORST *Bennettites* mit Balanophoreen verglich, SAPORTA, indem er dazu noch die Pandaneenzapfen u. a. heranzog; wenn sich auch diese Versuche später als unrichtig herausgestellt haben, so lag ihnen doch ein richtiger Kern zugrunde, nämlich die Erkenntnis der Schwierigkeit, mit ihnen im Rahmen der bekannten Gymnospermen fertig zu werden. So hat SAPORTA die *Bennettites*- und *Williamsonia*-Arten gar nicht unter den Cycadophyten (Paléontologie française, Bd. IV, 1891), sondern unter den „Types proangiospermiques“ behandelt. Insbesondere seit Bekanntwerden der WIELANDSchen Untersuchungen haben sich daher mehrere Forscher mit dem Bennettiteen-Problem befaßt<sup>1)</sup>, und bei den Versuchen, eine Be-

<sup>1)</sup> ARBER, E. A. N. und PARKIN, J., On the origin of Angiosperms, Journ. Linn. Soc. London, B. 38, 1907, p. 29ff.; WIELAND, American. foss. cycads, 1906, S. 243 u. a.

ziehung zwischen diesen und Angiospermenblüten herzustellen, fiel der Blick — wie das beim Bau der Bennettiteenblüte, besonders der weiblichen begreiflich — auf die Reihe der Polycarpicae (Vielfrüchtler) oder *Ranales*, unter denen z. B. in den Magnoliaceen, Ranunculaceen u. a. Familien mit zahlreichen getrennt-karpelligen die nächsten Analoga vorhanden waren. ARBER und PARKIN haben dann unter Zuhilfenahme einer hypothetisch konstruierten Ur-Angiospermenblüte diese Beziehungen noch enger zu machen versucht. Es ist bedeutungsvoll, daß man bei diesen Überlegungen gerade wieder auf die *Ranales* stieß, die schon von früheren Botanikern (DE CANDOLLE, HALLIER) an den Anfang des Systems der Angiospermen gesetzt wurden, aus ganz anderen Gründen, und die auch mit den *Helobiae* unter den Monokotylen Beziehungen haben. Im einzelnen erheben sich allerdings bedeutende Schwierigkeiten bei dem Vergleich mit der *Ranales*-Blüte, z. B. wegen der quirlichen Stellung der Mikrosporophylle bei den *Bennettitales*, die u. a. KARSTEN (Z. f. Bot. 1918, 7, S. 369 ff.) näher beleuchtet hat. WIELAND und andere Forscher glaubten sogar, eine Mittelgruppe gar nicht nötig zu haben. Ob die Bennettiteen wirklich als direkte Vorfahren der höheren Pflanzen anzusehen sind, sei dahingestellt; ihrem zeitlichen Auftreten nach könnten sie es sehr wohl sein, da um die Zeit ihres Aussterbens — im Gault — auf der Erde die ersten Angiospermen erscheinen; es ist jedenfalls aber als ein von manchen Botanikern, die sich ein anderes System aufgebaut haben, zu unrecht beiseite geschobenes Verdienst der Paläobotanik zu bezeichnen, für echte Gymnospermen das Vorhandensein von Blütenverhältnissen enthüllt zu haben, deren Bauplan unleugbare Analogien mit der Angiospermenblüte aufweist. Man darf andererseits nicht zu viel wollen und gleich eine lückenlose Entwicklungsreihe erwarten. Man kann die Bedeutung der *Bennettitales* für die Pflanzensystematik aber ebenso hoch einschätzen wie die des *Archaeopteryx* für die Tierwelt.

### Nilssoniales

In neuerer Zeit hat man erkannt, daß die seit langem bekannte Gattung *Nilssonia* BRONGN. einen in hohem Grade selbständigen Typus repräsentiert, dessen Anschlüsse an benachbarte Gruppen indessen noch wenig klar sind, die aber am besten bis auf weiteres bei den Cycadophyten untergebracht werden<sup>1)</sup>. Ursprünglich waren nur Blattreste bekannt, auf welche die Gattung auch gegründet war. Die Blätter sind langgestreckt

<sup>1)</sup> Vergleiche besonders: NATHORST, Kungl. Svensk. Vetensk. Ak. Handl. 43 Nr. 12, 1909; THOMAS u. BANCROFT, Transact. Linn. Soc. VIII, 5, 1913; GOTHAN, Abhandl. Naturhist. Ges. Nürnberg XIX, 4, S. 123 ff. Ich kann mich aber der Auffassung von THOM. u. BANCROFT., *Otenis* und *Ptilozamites* in die Gruppe einzubeziehen, nicht an-

(*Taeniopteris-Anomozamites*-artig), der Mittelrippe oberwärts angeheftet, und zwar sind die beiden Basalränder der Blattlaminahälften bis fast zur Berührung genähert (Fig. 235c). Die Lamina selber kann unzerteilt bis meist mehr oder weniger unregelmäßig oder regelmäßig zerteilt sein; bei solchen Formen sind Verwechslungen mit *Anomozamites* und *Pterophyllum* (Fiedern lateral inseriert!) vorgekommen, mit denen aber *Nilssonia* nichts zu tun hat. Fig. 234 und 235 zeigen einige Arten; bei der Anheftungsweise der Blätter sind die Achsen nur bei Erhaltung der Unterseite gut sichtbar (Fig. 234a). Die Aderung ist sehr

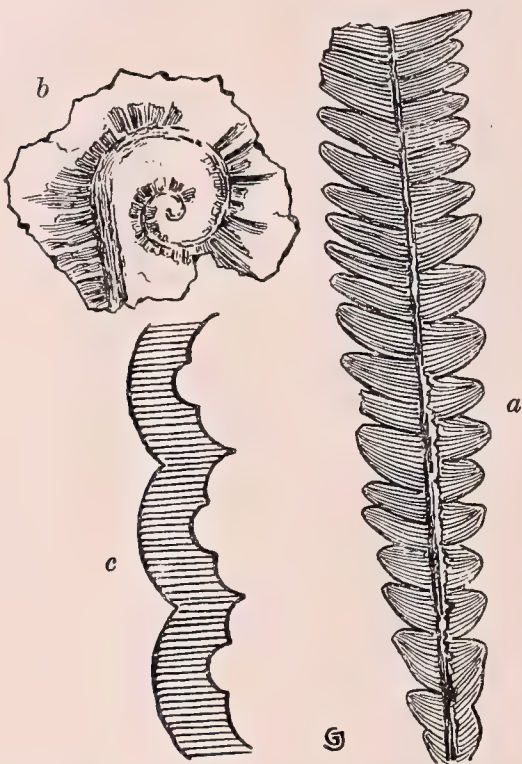


Fig. 234. *Nilssonia brevis* BRONGN. aus dem Lias. a Habitus (verkl.) des Blattes von unten gesehen. b Junges eingerolltes Blatt. c Querschnitt eines Blattstücks von a mit Adern und Rinnen (auf der Unterseite), vergr. Nach NATHORST.

fein, einfach, seltener gabelig, meist dicht, die Spreite ist oft „gefaltet“, d. h. mit primärer Rinnung versehen, bei manchen Arten auf beiden Blattseiten verschieden (*N. brevis* BRONGN., Fig. 234). Die Blätter standen in Schopfform zusammen (Fig. 235a) wie bei so vielen Cycadophyten, und bei einer Art (*N. pterophylloides* NATH.) hat man inmitten des Schopfes ein Gehäuf von eigentümlichen, durch knotige Verdickungen sehr charakteristischen Samen gefunden (NATHORST); solche sind schon länger bekannt, waren aber für Sporenkapseln gehalten worden („*Antherangiopsis*“, Fig. 235 a, b); die Samennatur wurde durch Mazervationsverfahren enthüllt. Zusammen

vorkommend mit anderen Nilssonien hat man in Schonen — außer der oben genannten *Nilssonia pterophylloides* — ebensolche Samen gefunden, und dies jetzt auch im fränkischen Rhät; die Samen wiesen bei der Mazeration dieselbe Struktur auf wie die von NATHORST beschriebenen, und ebensolche scheinen auch in Sardinien mit Nilssonien vorzukommen; wenigstens möchte ich die von KRASSER (Sitzgsber. Wien. Ak. 1912, T. II, Fig. 11, 12) angegebenen Samen für *Nilssonia*-Samen halten. Alles in allem ist die Zugehörigkeit aller

schließen, da wir von diesen nichts kennen bis auf die Blätter, die sich morphologisch und z. T. in der Epidermalstruktur von den leicht kenntlichen *Nilssonia*-Blättern unterscheiden. Daß *Ptilozamites* mit *Ctenopteris* in eine Reihe gehört, ist nach den Mitteilungen von NATHORST u. ANTEVS dagegen zweifellos.

dergleichen Samen zu *Nilssonia* wohl ohne Zweifel. Die männlichen Organe kennt man noch nicht, ebensowenig die Stämme.

Die Blattepidermen sind ziemlich fein mit geradlinigen Zellwänden, unterseits mit reihenweise stehenden Stomata und eigentümlichen „Papillen“ in manchen Zellen, ganz abweichend von allen Blattformen. Die Stomata sollen nach THOMAS auch Beziehungen zu Ginkgophyten haben, indessen sprechen doch die übrigen Verhältnisse mehr für eine Zugehörigkeit zu den Cycadophyten; die Notwendigkeit dieses Namens tritt

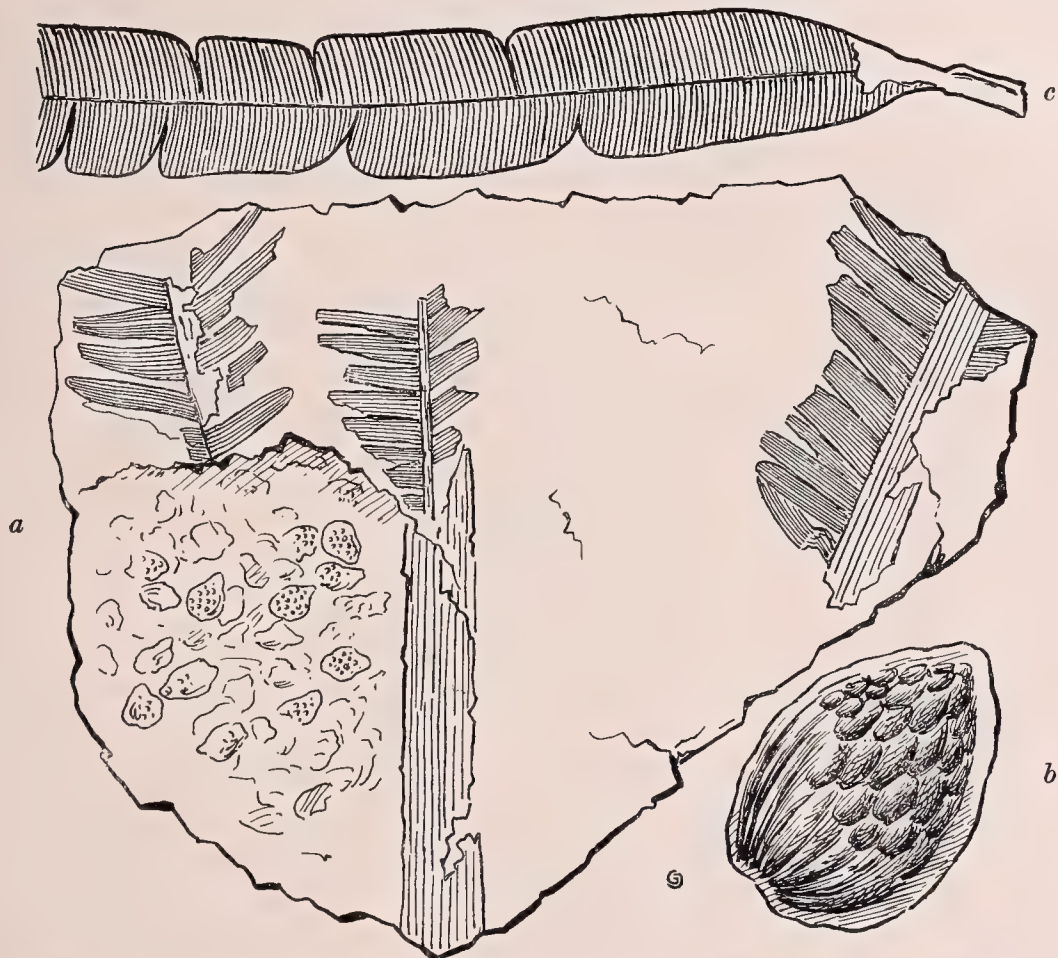


Fig. 235. *Nilssonia*. a *N. pterophylloides* NATH., schopfförmig stehende Blätter (von unten) mit Samen dabei; b einzelner Same, vergr.; c *N. polymorpha* SCHENK, Blatt von oben. Nach NATHORST u. SCHENK.

hier besonders hervor (S. 267), da es sich weder um *Cycadales* noch *Bennettitales* handelt.

Die Unterscheidung von *Nilssonia* gestaltet sich gelegentlich bei einigen Formen schwierig; dies zeigt z. B. die aufgegebene Gattung *Nilssoniopteris* NATH., die nach THOMAS (Quart. Journ. Geol. Soc. 1913, S. 241) zu *Taeniopteris* gehört, und *Nilssonia taeniopteroides* HALLE (Jurass. Fl. Graham Land, S. 47), wo man eine genauere Diskussion über verwandte Blattformen findet. Im allgemeinen sind Schwierigkeiten

nicht vorhanden, und besonders dann nicht, wenn man Epidermispräparate gewinnen kann.

Über die Anatomie des *Nilssonia*-Blattes ist durch STOPES (Ann. Bot. 24, 1910, S. 390) etwas bekannt geworden, die ein Stück von *Nilss. orientalis* unter ihrem strukturzeigenden Material aus der oberen Kreide Japans fand. Eine besondere Ausbildung von Epidermis und Mesophyll konnte sie nicht konstatieren. Das Xylem im Leitbündel ist ganz zentripetal, also nicht „diploxyll“ (S. 137); außerdem fanden sich einige Harzkanäle, nahe dem Blattrand längs verlaufend. Die Struktur sieht wenig cycadeenähnlich aus und bestätigt gewissermaßen die Sonderstellung von *Nilssonia*.

*Nilssonia* tritt zuerst im Rhät, ausnahmsweise schon im mittleren Keuper (Lunz) auf, bleibt im ganzen Jura häufig mit einer ganzen Reihe von Arten (*N. polymorpha*, *brevis*, *acuminata*, *compta*, *orientalis* u. a.), im Weald ist dann die kleine *N. schauburgensis* DUNK. sp. verbreitet. Wie manche anderen mesozoischen Typen hat sich die Gattung stellenweise noch in späteren Formationen erhalten, nämlich in der Oberkreide (Grönland, Japan, Böhmen und Sachalin)<sup>1)</sup>. Die Auffindung von mesozoischen Residua im Eozän von Alaska neuerdings ist von besonderem Interesse, da darunter auch *N. comtula* HEER vorkommt. Die Gattung scheint darnach wie *Ginkgo* nebst einer Reihe von Tertiärrelikten im (ostasiatisch-)pazifisch-nordamerikanischen Gebiet ein letztes Asyl gefunden zu haben.

---

## Ginkgophyta

Seit der Entdeckung des Vorhandenseins von Spermatozoen bei *Ginkgo biloba*, ferner mit der zunehmenden Kenntnis der fossilen Vertreter dieser bis auf einen einzigen Vertreter in Ostasien (*Ginkgo biloba*) ausgestorbenen Gruppe und schließlich unter Berücksichtigung der sonstigen Eigentümlichkeiten der Gruppe hat man ihr eine besonders selbständige Stellung im System eingeräumt, während sie früher wegen der Verhältnisse der Frucht zu den Taxaceen gestellt wurde. Speziell die fossilen Vertreter, die man in die Verwandtschaft dieser Gruppe zu bringen genötigt ist, haben nun ein ähnliches Bedürfnis wie bei den Cycadeengewächsen laut werden lassen, nämlich die Erweiterung des Sinnes der Gesamtgruppe, da man viele der Fossilien unmöglich einfach als Ginkgoaceen bezeichnen kann. Dies gilt in erster Linie für

---

<sup>1)</sup> Von HEER als Miocän betrachtet, nach KRYSSTOFVITSCH jedoch zweifellos obere Kreide.

die mit abweichenden Blatttypen versehenen Gattungen wie *Czekanowskia*, *Ginkgodium*, *Phoenicopsis*, *Rhipidopsis*, *Psymphyllum* u. a., bei denen auch meist die Blüten unbekannt sind. Wir akzeptieren daher den NATHORSTSchen Namen Ginkgophyten und behandeln die Gruppe in zwei Teilen, 1. die Ginkgoaceen mit den nächst verwandten fossilen Typen, 2. die Ginkgophyten unklarerer Stellung.

## I. Ginkgoaceae

Unsere Figuren 236 und 237 geben Auskunft über die einzige lebende Art dieser Familie: *Ginkgo biloba*. Die Laubblätter sind flach,



Fig. 236. *Ginkgo biloba*. A Zweigstück mit Kurztrieb mit 4 Laubblättern und männlicher Blüte. B Einzelnes Laubblatt. C Weibliche Blüte mit 2 Samenanlagen. D Desgl. mit einem reifen Samen; ar Arillus, napfförmiges Gebilde am Grunde des Samens. Aus WARMING.

mehr oder minder dreieckig, 1 mal — oder wiederholt — gabelig-gelappt; die der fertilen Kurztriebe oft ganz. Die Aderung ist (Fig. 237) im allgemeinen gabelig. Die männlichen Organe sind ährenförmig; ihre Achsen tragen nur kurze Stiele mit je zwei Pollensäcken. Die ebenfalls gestielten weiblichen Organe tragen meist nur zwei Samenanlagen.

Im Jura speziell sind Ginkgoaceen sehr häufig. Manche Reste des Meso- und Känozoikums sind Ginkgoblättern so ähnlich, daß es unmöglich scheint, sie anders unterzubringen. Sie zeigen sogar gelegentlich die Sekretgänge, die zuweilen zwischen den Adern des Ginkgoblattes auftreten. Die Blattreste wurden lange verkannt und mit Farnen (*Cyclopteris*) oder gar Algen verglichen (*Fucoides digitatus* BRONGN. = *Baiera digitata* HEER). Klarheit wurde erst geschaffen,

als HEER (Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 14, 5, 1876, S. 40) bei Gelegenheit der Untersuchung von Spitzbergener Jurapflanzen auf die Beziehungen von „*Cyclopteris*“ *digitata* BRONGN. zu Ginkgoblättern aufmerksam wurde und auch damit vergesellschaftete Samen, später auch damit zusammen vorkommende männliche Blüten richtig deutete<sup>1)</sup>. Solche Zusammenhänge kann man bei einigen *Ginkgo*- und *Baiera*-Arten als richtig gedeutet annehmen. Die Zahl der Pollensäcke an den Blüten ist häufig oder in der Regel größer als normalerweise heute, ebenso die der zur Reife kommenden Samen.

Für einen großen Teil der fossilen, der heutigen *Ginkgo* ähnlichen Formen kann man wohl unbedenklich baumförmigen Wuchs annehmen; allerdings beruht das auf einem bloßen Analogieschluß. Es müßten sich darnach unter den vielen Koniferenhölzern des Mesozoikums auch solche



Fig. 237. Tiefer geteiltes Laubblatt mit genauerer Angabe der Aderung ( $\frac{2}{3}$ ).

von Ginkgoaceen befinden, doch hat man sie noch nicht befriedigend unter dem „*Cupressinoxylon*“-Typus (s. hinten) herauskennen können. Schon GÖPPERT hat dies versucht und seine „*Physematopitys*“<sup>2)</sup> sollte ein solches Holz aus dem schlesischen Tertiär vorstellen. Es ist wenig Aussicht vorhanden, nach allem, fossile Ginkgoaceenhölzer richtig zu erkennen.

Der größte Teil der fossilen Ginkgoaceen besteht demgemäß aus Blattresten; einige davon — auch schon jurassische Formen, besonders aber die Relikte im Tertiär — nähern sich in der Form unserem Ginkgo-

<sup>1)</sup> Prof. NATHORST, dem ich für historische Nachweise in dieser Angelegenheit zu danken habe, schreibt mir, daß auch A. E. NORDENSKIÖLD an dieser Angelegenheit beteiligt war.

<sup>2)</sup> Nach KRÄUSEL, Jahrb. G. L. A. Berlin 38, II, 1, 2, S. 221, ist es ein *Cedroxylon*.



blatt; an sie schließen sich andere Formen an, die eine stärkere, mehrfache Lappung aufweisen (Fig. 238), wobei die einzelnen Lappen entsprechend schmaler sind. Diese Formen gehen in solche mit mehr oder minder schmalen Lappen über. Die letzteren Formen bezeichnet man als *Baiera* F. W. BRAUN, während die mehr *Ginkgo*-ähnlichen als *Ginkgo* bezeichnet werden. Eine scharfe Grenze ist jedoch zwischen beiden Formenreihen nicht vorhanden, und die einzelnen Arten selbst sind oft durch so viele Übergänge verknüpft, daß es auf Grund der Blattreste allein schwer ist, sie zu umgrenzen. SEWARD hat neuerdings (Foss. plants IV, 1919, S. 10) es vorgezogen, für die fossilen *Ginkgo*-Arten den reservierenden Namen *Ginkgoites* (nach Analogie von *Equisetites* usw.) anzuwenden, indes scheint dies weder praktisch noch berechtigt. Die tertiären Arten von der lebenden *Ginkgo*-Gattung zu separieren, entspricht sicher nicht den Tatsachen, und auch für die älteren liegt zum großen Teil kein Grund vor, da nichts im Wege steht, der als Residuum geltenden Gattung *Ginkgo* einen nötigenfalls erweiterten Sinn zu geben, und da, soweit ein Einblick möglich ist, prinzipielle Abweichungen auch in den Blütenverhältnissen kaum anzunehmen sind<sup>1)</sup>.

Daneben gibt es noch eine Anzahl fossiler Formen, die man meist auch irgendwie mit den *Ginkgoales* in Verbindung bringt, ohne daß jedoch oft hierfür realere Unterlagen vorliegen als die Blattform; z. T. sind es recht problematische Gattungen, z. T. solche, die sich trotz ihrer Abweichungen doch enger an Ginkgoaceenblätter anschließen, bald handförmig gelappte, bald kaum zerteilte, bald ganz unzerteilte Formen, die man z. B. wegen der Anordnung der Blätter in Kurztrieben hierherbringt. Wir behandeln sie anhangsweise. Es sind z. B. gar nicht seltene, ja sogar wichtige Typen, trotz ihrer systematisch unsicheren Stellung recht charakteristisch und kenntlich.

Die Wurzeln der Ginkgophyten — die also auch die obigen zweifelhaften Formen mit umgreifen — reichen tief hinunter. Sieht man von den Psymgophyllen des Oberdevon und Karbon-Perm ab, so nimmt man meist die *Baiera*-Arten des Rotliegenden und Zechsteins schon als hierhergehörig in Anspruch. Die Blütezeit der Ginkgophyten ist der Jura; in der Kreide nehmen sie rapide ab, sind aber bis zum Pliozän (z. B. Frankfurt a. M.) zu verfolgen.

*Ginkgo* L. Zur Gattung *Ginkgo* selber rechnet man, wie oben bemerkt, fossile Blätter, die sich der Form des *Ginkgo biloba*-Blattes anschließen, also mit schwächerer Zerteilung und einigermaßen breiten Lappen; die abgebildete Form (Fig. 238) ist schon eine der stärker

<sup>1)</sup> Mit seinen Sonderbenennungen wie *Taxodites*, *Sequoiites* u. a. dürfte SEWARD erst recht über das Ziel hinausgeschossen sein; man soll nicht zwischen den Fossilien und lebenden Formen eine Scheidewand aufrichten, sondern sie im Gegenteil zu verknüpfen suchen (s. hinten).

zerteilten und ist eine von denjenigen, die man mit Samen und männlichen Blüten zusammengefunden hat (HEER, Flora foss. arctica IV, No. 2, 1876, T. XI, 1), die *Ginkgo*-ähnlich sind. Am häufigsten und formenreichsten scheint die Gattung im mittleren Jura gewesen zu sein (man vergleiche daraufhin SEWARD, Jurass. Flora I, t. IX, 1900 und die obige Arbeit von HEER), doch kommt sie schon im unteren Jura vor. Bekanntere Arten des Jura sind die einander z. T. ähnlichen *G. digitata* BRONGN. sp., *G. sibirica* HEER (Fig. 238), *G. Huttoni* STERNBERG, wohl mit *G. digitata* identisch. Mit diesen verwandt ist *G. Obrutschewi* SEW. (Mém. Com. Géol. St. Petersb. N. S. 75. S. 46, 1911) aus Ostasien, mit



Fig. 238. *Ginkgo sibirica* HEER. Jura Ost-Sibiriens. a Laubblatt, b dazu gerechnete männliche Blüte (*Stenorhachis*-ähnlich), c Teil davon mit Staubbeuteln, vergr., d dazu gerechnete Samen. Nach HEER.

typisch  $2 \times 2$  teiligen Blättern. Von dieser und anderen Arten hat man auch schöne Epidermispräparate gewinnen können, die *Ginkgo*-ähnliche Strukturen und Stomata zeigen; auch die „Sekretschläuche“ unseres *Ginkgo*-Blattes hat man hier u. a. wiedergefunden, so daß die Übereinstimmung mit dem *Ginkgo*-Blatt sehr weitgehend ist. Wie das rezente *Ginkgo*-Blatt scheinen auch unzerteilte Formen vorgekommen zu sein, wie *G. obovata* NATH. (Floran vid Bjuf III, 1886, S. 93), die z. T. schon zu *Ginkgodium* hinüberneigen. Im Wealden ist charakteristisch *Ginkgo pluripartita* SCHIMP. sp.

Nach dem Weald werden *G.*-Reste spärlich, lassen sich aber doch durch Kreide und Tertiär hindurch bis zur Jetztzeit verfolgen. Von besonderem Interesse ist die Verbreitung im Tertiär, wo die Blätter (*G. adiantoides* (UNG.) HEER) der heutigen Art ziemlich ähnlich sind; man kennt sie von der Kreide an durchs Eozän (Insel Mull, England), aus dem Miozän von Sinigaglia, dem Grönländer und Spitzbergener Tertiär (NATHORST, Geolog. Fören. Förh. 1919, S. 234), dem Pliozän von Frankreich (DEPAPE) und Frankfurt a. M. (ENGELHARDT und KINKELIN, Abh. Senckenb. Ges. 29, 3, 1908, S. 196), während das Vorkommen in Sachalin nach KRYSSTOFOWITSCH der oberen Kreide angehört, nicht dem Miozän nach HEER. Darnach ergibt sich für die jüngeren *Ginkgos* nunmehr ein Bild zirkumpolarer Verbreitung, und *G. biloba*

erscheint als arktotertiäres Element i. S. von ENGLER; das Vorkommen in Ostasien wird in diesem Rahmen verständlich und in richtige Beleuchtung gerückt.

Über die *Ginkgo* ähnlichen Blätter aus dem Permokarbon s. hinten.

*Baiera* F. W. BRAUN. Blätter oft größer als die vorigen, stark zerteilt, Lappen schmäler-lineal, mit Paralleladern, bei extremen Formen fast haarfein. In den älteren Schichten sind die *Baiera*-Arten die herrschenden Ginkgoaceen, und schon im Rotliegenden (*B. Raymondi* REN. [hier auch schon die Anfänge der im Kupferschiefer bekannten *B. digitata* HEER]), in N.-A. *B. Virginiana* FONT. u. WHITE) stößt man auf



Fig. 239. *Baiera Münsteriana* PRESL sp. aus dem Rhät-Lias von Franken. *a* Laubblatt, *b*—*d* männliche Blüten mit Pollensäcken (*Stachyopitys*), *c* geschlossen, *d* geöffnet (*c* u. *d* vergr.), *e* dazu gehörige Samen am weiblichen Blütenstand. Nach SCHENK.

solche Formen, von denen allerdings nur Blätter bekannt sind. Im Keuper sind einige Formen wie *B. furcata* HEER bekannt (Basel), zu denen auch männliche Blüten angegeben werden (Mém. Soc. Pal. Suisse 30, 1903, S. 7). Im Rhät-Lias ist verbreitet *B. Münsteriana* PRESL sp., *Baiera paucipartita* NATH.; recht große Formen sind *B. spectabilis* NATH. aus dem Rhät von Schonen, *B. stormbergensis* SEW. aus dem Rhät von Südafrika und *B. Simmondsi* (SHIRLEY) SEWARD aus Australien. Eine *Baiera* mit haarfeinen Lappen ist *B. Lindleyana* SCHIMP. sp., die fälschlich mit *Trichopitys* SAP. (S. 261) zusammengeworfen wurde. *B. pulchella* HEER hat öfter nur 2teilige, bandförmige Blätter und bildet

so eine Art Übergang zu *Ginkgodium* YOKOYAMA (S. 303). Eine der letzten *Baiera*-Arten ist *B. Brauniana* (DUNK.) BRONGN. aus dem Wealden.

Auch von *Baiera* sind öfter, so schon von SCHENK (Grenzschichten 1867), später von NATHORST (Lunds Univers. Årsskr. N. F. II, 2, Nr. 8) u. a. Epidermispräparate hergestellt worden, die gerade oder schwach schlängelige Zellenwände aufweisen. Spaltöffnungen kommen z. T. auf beiden, z. T. vorwiegend auf der Unterseite vor; diese zeigen den bei vielen fossilen Gymnospermen häufigen Typus einer Überwölbung der Atemhöhle durch einen Zellenkranz, der z. T. papillös und sehr stark kutinisiert (verkorrt) war.

Außer zu *Baiera furcata* werden z. B. auch zu *Baiera Münsteriana* PRESL (Fig. 239) männliche Blüten mit etwa 6—7 Pollensäcken und samentragende Stiele angegeben; die männlichen Blüten sind auch unter dem Namen *Stachyopitys* SCHENK beschrieben worden, und man kann auch daran denken, daß die von KRASSER als *Discoostrobus* bezeichneten Objekte, die sich sehr an *Stachyopitys* anschließen, wenigstens z. T. hierhergehören (vgl. KRASSER, Denkschr. Wien. Ak. 94, 1917, S. 535). Über *Stenorhachis* und *Beania* ist bereits früher (S. 270) gesprochen worden.

Trotz der großen Häufigkeit und fast universellen Verbreitung von *Ginkgo* und *Baiera* im Rhät und Jura der Erde scheint diese nicht ubiquit gewesen zu sein, wenn sie auch nicht so große Areale vermieden haben, wie wir bei den Matoniaceen und Dipteridinen des Mesozoikums sahen (S. 48); es ist nämlich bemerkenswert, daß wir im ostindischen Gondwana-Rhät-Lias davon ebensowenig finden<sup>2)</sup> wie von jenem, wenn wir von der permokarbonischen, in ihrer Stellung ja zweifelhaften *Rhipidopsis gondwanensis* SEW. (von FEISTMANTEL als *Rh. ginkgoïdes* SCHMALH. bezeichnet) absehen (vgl. SEWARD, Quart. Journ. Geol. Soc. 59, 1903, S. 230).

#### Zweifelhaftere Ginkgophyten und provisorisch hier angereihte Formen.

*Czekanowskia* HEER. Feine, fast pfriemenförmige Blätter mit mehrfacher Gabelteilung, etwa gleichbreiten Gabelteilen, die zu Kurztrieben vereinigt waren; die Kurztriebe waren an der Basis von Hochblättern

<sup>1)</sup> Von *Baiera* auszuschließen sind Formen wie die von SALFELD (Palaeont. 54, 1907, S. 195) als *B. cf. longifolia* POMEL angegebenen, auf die hier nicht weiter eingegangen werden kann (S. 277); SEWARD dürfte sie ganz richtig mit *Sphenozamites latifolius* SCHIMP. zusammen bei *Sewardia* ZEILLER (*Withamia* SEW.) untergebracht haben (Foss. plants IV, S. 105).

<sup>2)</sup> Nur die sehr wenigen, von SEWARD neuerdings als *Ginkgoites lobata* und *crassipes* FEISTM. sp. (Foss. plants IV, S. 27) angegebenen, noch dazu recht abweichenden Formen sind hier zu nennen.

eingehüllt. Die Gabelwinkel der Blätter sehr spitz, die Gabelungen wenig auseinander spreizend. Solche Blätter finden sich im Jura, seltener noch in der Kreide ziemlich weit verbreitet. Das Zusammensitzen in Kurztrieben, die Gabelungen der Blätter nähern sie den Ginkgoaceen, unter denen gewisse feinschnittige *Baiera*-Arten zum Vergleich herangezogen werden können; die Czekanowskien haben aber keinen eigentlichen Blattstiel und die Blatteile erscheinen nicht auseinander spreizend. HEER hat an ihnen gallenartige Anschwellungen beobachtet. Dieser rechnete auch gewisse *Stenorhachis*-artige männliche Blüten hierher, die ähnlich denen von *Ginkgo* sind, mit anscheinend nur wenigen (2?) Pollensäcken, auch weibliche glaubte er gefunden zu haben. Es ist aber nicht sicher, obwohl besonders bei den männlichen wohl möglich, daß sie dazugehören. Das etwas merkwürdige, auch in der 1. Aufl. dieses Buchs (S. 289) abgebildete Exemplar mit Pollensäcken unten und mit gewöhnlichen Blättern am Gipfel bedarf wohl noch näherer Aufklärung (HEER, Fl. foss. arct. 6, I, T. VI, Fig. 7, 1880). HOLLICK und JEFFREY (Mem. N. York. Bot. Gard. III, 1909; S. 64) halten eine araucarioide Verwandtschaft bei einer Kreide-*Czek.* für möglich, indes ohne beträchtliche Gründe. Die Epidermis ist bei einigen Arten auch untersucht worden. SEWARD fand (Mém. Com. géol. St. Petersb. 75, 1911, S. 49) eine Art Papierkohle aus Sibirien wesentlich aus *Czekanowskia*-Blättern bestehend, er hatte aber schon 1900 Präparate von *Czek.*-Blättern hergestellt (Jurass. Flora I, 1900, S. 278). Es werden mehrere Arten, namentlich aus dem Jura, seltener aus der Kreide angegeben.

*Ginkgodium* YOKOYAMA (Journ. Coll. Sci. Japan III, 1889, S. 56). Nur in einzelnen Blättern bekannt, die ganz sind oder einmal gelappt, oft am Gipfel nur gekerbt; Form länglich, zu einer Art kurzen Stiels allmählich verschmälert, mit lauter parallelen Adern, auch mit sehr feinen Zwischenadern (Fig. 240). Eine Gattung, die sich in den ungelappten Formen gewissermaßen an *Eretmophyllum*, in den tiefer gelappten etwa an die ebenfalls oft nur zweilappige *Baiera pulchella* HEER (auch *Ginkgo obovata* NATH.) anschließt und bei den Ginkgophyten wohl richtig untergebracht ist. Es ist bisher nur in einer Art (*G. Nathorsti* YOK.) bekannt aus dem Jura Japans und neuerdings auch von Südrußland (Isjum, nach THOMAS). Fruktifikation unbekannt.

*Eretmophyllum* THOMAS (Proc. Cambr. Phil. Soc. 17, 1913, S. 256). Einzelne ganze, länglich-elliptische Blätter (etwa von der Länge wie Fig. 240, aber viel schmaler), meist näher dem Gipfel am breitesten, unten allmählich in einen Stiel übergehend, mit parallelen, manchmal



Fig. 240. *Ginkgodium Nathorsti* YOKOY. Etwas verkl. Jura Japans. Nach YOKOYAMA.

gegabelten, lockeren Adern. Zwischen diesen deutlich Sekretschläuche wie im *Ginkgo*-Blatt. Der Name „ruderförmiges Blatt“ ist für diese Form, die übrigens bisher selten ist, recht passend. Trotz der Unzerteiltheit, die ja allerdings auch Formen von *Ginkgodium Nathorsti* aufweisen, hat dieser Typus wohl ebenfalls seinen Platz richtig bei den Ginkgophyten gefunden, da die Aderung, die Epidermen (Stomata) und die Sekretschläuche einen Vergleich mit dem *Ginkgo*-Blatt nahelegen. Jura von Yorkshire und Afghanistan (? Spitzbergen). Es werden mehrere

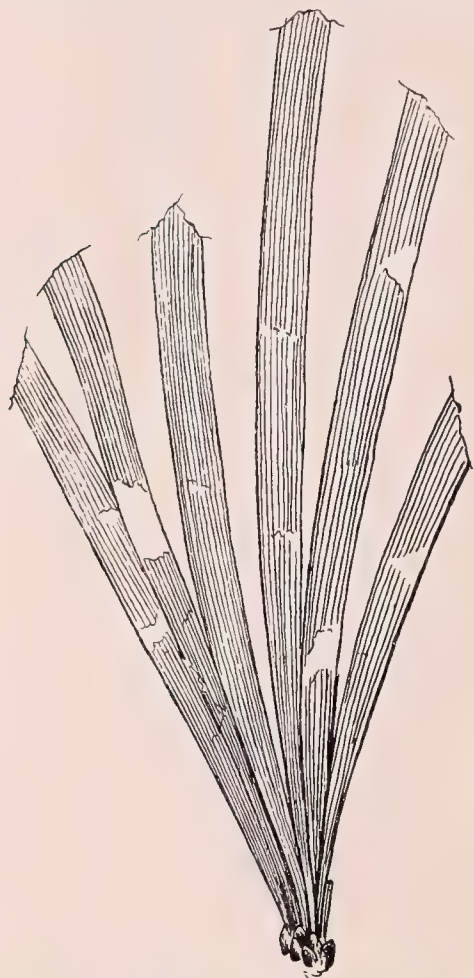


Fig. 241. *Phoenicopsis speciosa* HEER, aus dem Jura Ostsibiriens. Blattschopf in einem Kurztrieb. Nach HEER, ca.  $\frac{2}{3}$ .

Arten angegeben, die z. T. mit *Podozamites*, *Phoenicopsis* bei oberflächlicher Betrachtung verwechselt werden können.

*Phoenicopsis* HEER (Fig. 241). Blätter lang, lineal, am Grunde schwach verschmälert, zu mehreren büschelförmig in Kurztrieben sitzend, die mit Hochblättern am Grunde besetzt sind. Aderung paralleladrig, ohne Anastomosen. Isolierte Blätter haben etwas cordaitoides Aussehen, also den S. 257 erwähnten *Desmiophyllum*-Typus; auch längere *Podozamites*-Fiedern, *Torellia*-Stücke usw. können mit ihnen verwechselt werden. Fruktifikation unbekannt. Die Gattung war schon von HEER (Fl. foss. arctica 4, Nr. 2, 1876, S. 49) mit Ginkgophyten in Verbindung gebracht worden, wesentlich wegen der in Kurztrieben stehenden Blätter. Die lang-bandförmige Blattform kann nicht mehr als Hindernis dafür angesehen werden, nachdem in den beiden vorigen weitere unzerteilte Formen von Ginkgophytenblättern bekannt geworden sind. Wie aus dem vorigen hervorgeht, können

einzelne Blätter der Gattung mit andern „*Desmiophyllum*“-ähnlichen verwechselt werden. Es sind der Breite der Blätter nach und auch nach der Aderung mehrere Arten unterschieden worden (vgl. KRASSER, Denkschr. Ak. Wien 78, 1905, S. 606), die z. T. recht schwierig zu trennen sein dürften. Die Formen sind namentlich im Jura ziemlich verbreitet.

*Torellia* HEER (= *Feildenia* HEER). Aus dem „Miozän von Spitzbergen und Grinnelland“ machte HEER (vgl. NATHORST, Geol. Fören. Förh. 41, 1919, S. 239, 246) steif lederartige, längsaderige Blätter mit

abgerundetem Gipfel und deutlichem Stiel bekannt, die einzeln in spiraliger Stellung um Zweige usw. herumsaßen, die er *Torellia* nannte (später unnötigerweise von ihm *Feildenia* umbenannt). In der Form am ehesten an *Eretmophyllum* erinnernd, kann man auch für sie an die Zugehörigkeit zu Ginkgophyten denken, obgleich das Fehlen von büschelförmigen Kurztrieben und der „Sekretschläuche“ hinderlich ist. Man kann auch an Koniferenverwandschaft denken<sup>1)</sup>, unter Berufung auf gewisse Podocarpeen und dergl. Außer aus dem Tertiär werden von NATHORST Blätter aus der Unterkreide von Spitzbergen dazugezogen.

*Rhipidopsis* SCHMALHAUSEN. Handförmig zerteilte Blätter, bei denen

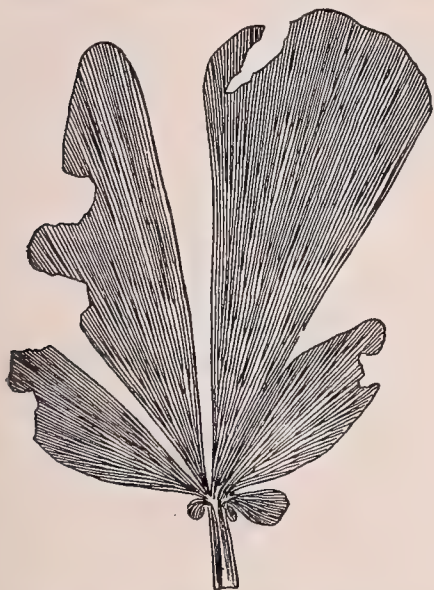


Fig. 242. *Rhipidopsis ginkgoides* SCHMALH. Perm der Petschora. Etwa  $\frac{1}{3}$ . Nach SCHMALHAUSEN.

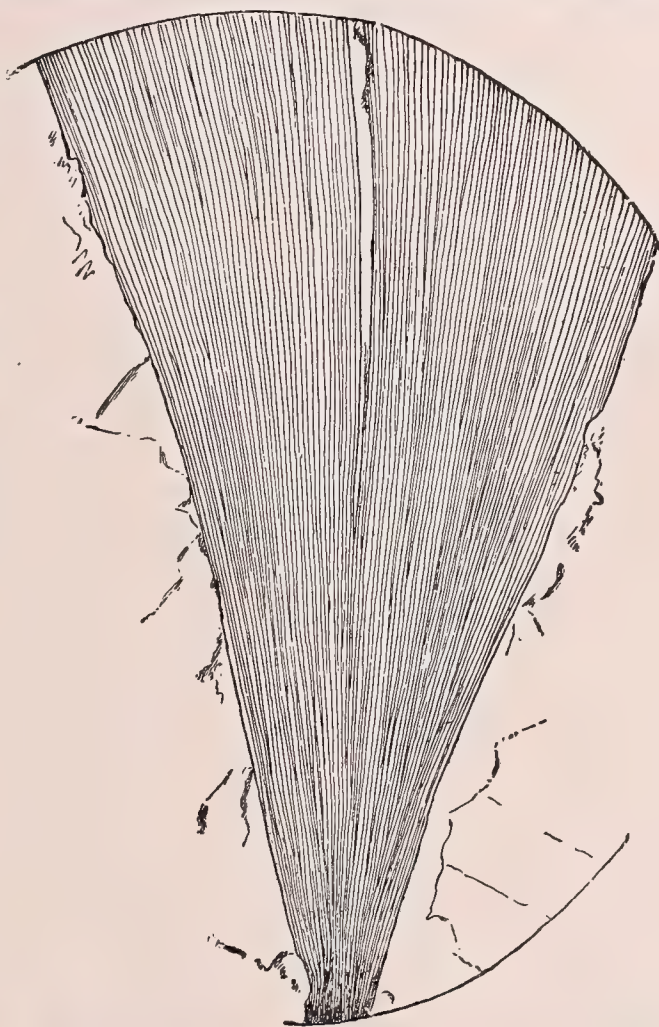


Fig. 243. Basis eines *Psigmophyllum*-Blattes. Mittl. Prod. Karbon Oberschlesiens.

die mittleren Abschnitte die größten, die seitlichen die kleinsten sind (Fig. 242). Die Aderung ist gabelig-parallel, also ähnlich wie bei *Baiera* usw. Die Gattung ist bisher nur in den unteren Gondwanaschichten bekannt, aus Ostindien, Argentinien und Nordrußland. Letztere Funde sind große Formen (*Rh. ginkgoides* SCHMALH.), während die ostindischen Stücke sämtlich kleiner sind (*Rh. gondwanensis* SEWARD, Foss. pl. IV, S. 92). Die Blätter machen einen recht ginkgophyten-mäßigen Eindruck, man kennt aber eben nur Blätter. Das Gleiche gilt von der Gattung

<sup>1)</sup> Eine Art soll zweispaltige Blätter gehabt haben, was mehr für Ginkgophyten sprechen würde.

*Psymophyllum* SCHIMPER („Fächerblatt“), einem zwar im allgemeinen ziemlich seltenen, aber doch recht verbreiteten „Genus“, das aus dem Karbon und Permokarbon der Nordhemisphäre und der Gondwanagebiete bekannt ist, ja schon im (Ober-) Devon Vorläufer gehabt hat. *Psymophyllum* ist wohl ein Sammelgenus, obwohl die Gesamtheit der Formen einen ziemlich geschlossenen Eindruck macht; das Material ist neuerdings von ARBER (Trans. Linn. Soc. London B. VII, 18 S. 391) einer Revision unterzogen worden. Der für einige Formen gebrauchte Name *Ginkgophyllum* SAPORTA wird von ihm in *Psymophyllum* mit einbegriffen. Es sind meist große, handgelappte oder keilförmige Blätter, die spiralig verteilt an Achsen ansitzen, den Stengel mehr oder minder scheidenartig umfassend, also ungestielt. Gipfel breit, abgestutzt, ganz oder mehr oder weniger in breite palmate Lappen geteilt. Adern dichotom-radialstrahlig, fein. Die älteste Form ist *Ps. Kolderupi* NATH. etwa aus Grenzsichten von Mittel- und Oberdevon; auf diese kleine Form folgen im Oberdevon handgelappte große Blätter wie *Ps. Williamsoni* NATH. und *kiltorkense* JOHNS. Den im allgemeinen wenig tief zerteilten Formen unseres Karbons (*Ps. flabellatum* (L. u. H.) ARBER u. a.), öfter mit Cordaiten verwechselt, folgen wieder stärker zerteilte Formen im Permokarbon, denen sich auch einige Funde in den Gondwanagebieten anschließen. Fig. 243 zeigt ein unteres Stück eines *Psymophyllum*-Blattes aus dem deutschen Karbon, von POTONIE früher irrtümlich als Cordaitenblatt angesehen. Wir verzichten hier auf die Aufzählung weiterer Arten. Ob, wie SEWARD (Fossil plants IV, S. 88) nahelegt, rhätische Formen hier noch untergebracht werden können, sei dahingestellt. (Ober-) Devon bis Permokarbon (s. oben).

*Saportaea* FONTAINE und WHITE. Große handgelappte, gestielte Blätter mit breit ausladendem, eigentümlich berandetem Grund, von dem die gabeligen-parallelen feineren Adern ausgehen. Anscheinend isolierte Form aus dem Perm von Pennsylvanien (FONTAINE und WHITE, Permian flora 1880, S. 99).

Schließlich sei noch erwähnt, daß man besonders im Permokarbon, allerdings nur selten, kleinere ganze, radialstrahlig geaderte Blätter von *Ginkgo*-Habitus findet; man hat diese, offenbar voreilig, mit „*Ginkgo*“ bezeichnet (*G. martenensis* REN., *G. cuneata* SCHMALH. u. a.); z. T. sind die Formen *Baiera*-artig gelappt. ZALESSKY hat für diese besondere Namen vorgeschlagen (Mém. Com. géol. N. S. 86, 1912, S. 28, unten), wie *Nephropsis*, *Ginkgopsis*. Diese Erwähnung möge hier genügen; eine Verwandtschaft mit Ginkgophyten kann für sie nichtsdestoweniger in Frage kommen. Welche Vorsicht immerhin bei Blattresten geboten ist, zeigt u. a. das Beispiel von *Whittleseya*, die früher mit Vorliebe hier placiert wurde, aber wohl in ganz andere Verwandtschaft gehört (S. 258).



## Coniferae, Nadelbäume, Zapfenträger

Bäume oder Sträucher mit sekundärem Dickenzuwachs im Holz; dieses ohne Gefäße. Blätter einaderig, meist nadel- oder schuppenförmig, seltener flächenhaft, dann öfter paralleladerig. Blüten eingeschlechtig, Blütenhülle fehlend. Blüten meist zapfenartig, nur bei der Taxaceengruppe meist nur 1—2 Samenanlagen. Diese letztere Gruppe entbehrt jedoch nicht ganz der Zapfenbildung (*Microcachrys*) und wird von manchen von den Koniferen abgesondert, wozu jedoch bei der sonstigen vegetativen Übereinstimmung, der Gleichheit der Holz Anatomie kein Grund vorhanden ist. Früher wurde wegen der ähnlichen Fruchtbildung *Ginkgo* zu den Taxaceen hinzugerechnet, der man jetzt nebst seinen Verwandten mit Recht eine Sonderstellung angewiesen hat (S. 296).

Die Koniferen sind die zahlreichsten Gymnospermen der heutigen Flora überhaupt, und trotz ihrer geringen Artenzahl (ca. 250) spielen sie wegen ihres geselligen Auftretens und ihrer charakteristischen Wuchsform noch heute in der Flora eine wichtige Rolle. Sie sind meist Bewohner der gemäßigten Zonen, in den wärmeren Gebieten der höheren Gebirge, nur wenige sind in der Ebene wärmerer Zonen zuhause.

Die fossilen Koniferenreste sind außerordentlich zahlreich; sie bestehen in Blattresten, Zapfenresten, Zapfenschuppen, Samen und Hölzern; selten sind männliche Blüten, die man mit dem Sammelnamen *Masculostrobilus* SEWARD zu bezeichnen pflegt. Koniferen finden sich mit Sicherheit seit dem Rotliegenden, wo die Gattung *Walchia* häufig ist; ob im Karbon oder schon vorher Koniferen existiert haben, ist nicht bekannt. Der größte Teil der fossilen Koniferenreste besteht wohl aus Laubzweigen, mit denen man oft nicht viel beginnen kann, besonders wenn es sich um solche mit Spiralbeblätterung handelt, in welchem Falle z. B. Zweige von Taxodien, Araucarien und ev. Podocarpeen kaum zu unterscheiden sind. Man hat daher oft Sammelgattungen nötig, von denen hinten weiter die Rede sein wird.

Wir werden die fossilen Reste der einzelnen Familien und Untergruppen in derselben Anordnung wie in der vorigen Auflage dieses Buches besprechen.

1. Taxaceae, Eibenbäume
2. Pinaceae mit den Gruppen der
  - a) Araucarieae,
  - b) Taxodieae,
  - c) Cupressineae,
  - d) Abietineae.

## I. Taxaceae

Die weiblichen Blüten der Taxaceen besitzen Samen resp. Fruchtblätter, die beerig werden und entweder einzeln (*Taxus*, *Torreya*) oder zu mehreren (*Phyllocladus*) und frei stehen oder aber an Fruchtblättern (*Dacrydium*, *Podocarpus*) sitzen, die auch zu kleinen, zapfenförmigen, in der Reife himbeerartig werdenden Gebilden (*Microcachrys*) zusammen-treten, die sich fossil kaum erhalten können. Es sind Bäume und Sträucher mit nadelförmigen, selten schuppenförmigen Blättern; bei *Phyllocladus* nehmen die Stengelteile spreitige Gestalt an und besorgen die Assimilation.

Es sind zwei Gruppen zu unterscheiden, nämlich



Fig. 244. *Palissya sphenolepis* BRAUN. Rhät-Lias von Franken und Schonen. *a* Laubzweige, *b* Zapfenstück (*a*, *b* etwa  $\frac{2}{3}$ ), *c* einzelne Zapfenschuppe mit Samenbechern, vergr., rekonstruiert. Nach SCHENK, *c* NATHORST.

a) Podocarpoideae. Von den hierhergehörigen Gattungen, die heute allermeist auf der Südhemisphäre verbreitet sind und nur im südlichen Japan den Äquator nordwärts weit überschreiten (*Podocarpus*), sind besonders die Angaben von fossilen *Podocarpus* von Interesse, von dem Blätter in der Kreide und im Tertiär auch bei uns angegeben werden. Ob die oft mit den Podocarpeen verglichenen *Nageiopsis*-Arten der nordamerikanischen (selten europäischen) Kreide wirklich hierher gehören, ist sehr zweifelhaft. Dies sind scheinbar einmal fiederige Blätter, in Wirklichkeit aber z. T. Sprosse mit spiralig ansitzenden Blättern, die abwechselnd, lanzettlich, bald schmaler, bald breiter, bis zu gewissem Grade *Podozamites*-artig sind.

Ob sie aber mit diesen irgend etwas zu tun haben, bleibt zweifelhaft. Bei dem Mangel der Kenntnis jeglicher Fruktifikationsorgane ist die Verwandtschaft dunkel; sie werden aber wohl in die Koniferenverwandtschaft irgendwie hineingehören.

Besser ist man mit fossilen Hölzern daran; schon seit dem Jura gibt es welche, die den Bau von Podocarpeen zeigen (*Podocarpoxyylon* und *Phyllocladoxylon*), sowohl im heutigen Verbreitungsgebiet der Gruppe als bei uns. Mögen aber auch die älteren Hölzer dieser Art in ihrer Zugehörigkeit zweifelhaft sein, die tertiären enthalten ganz sicher echte Podocarpeentypen, besonders auch im heutigen Heimatsgebiet der Gruppe.

Von besonderem Wert für die Frage nach dem Alter der Podocarpeengruppe sind neuerdings Untersuchungen von NATHORST an

*Palissya* ENDL. und *Stachyotaxus* NATH. geworden, beide aus rhätliassischen Schichten stammend. *Palissya* (Fig. 244) aus Franken und Schonen bekannt, war früher meist zu den Abietineen gestellt worden; NATHORST wies aber für die Samen, die in Mehrzahl auf den Zapfenschuppen saßen, das Vorhandensein von einer Art „Becher“ nach, ähnlich wie bei *Dacrydium*. *Stachyotaxus* hat nur ein Samenpaar auf jeder Schuppe. *Palissya* hat pfriemliche, spiralig stehende Blätter, das Laub von *Stachyotaxus* ist dagegen unbekannt (Kgl. Svensk. Ak. Handl. Bd. 43, 8, 1908).

Die Gattung *Phyllocladus*, vielleicht eher der nächsten Gruppe angehörig, ist ebenfalls auch nach Blattabdrücken bekannt gemacht worden, ohne daß indes eine sichere Beziehung möglich ist. So erinnern die ehemals als *Thinnfeldia*, jetzt als *Protophyllocladus* BERRY (Flora Raritan Formation 1911, p. 98) bezeichneten Blätter sehr an die Phylodien von *Phyllocladus*, mit denen sie übrigens viel früher schon LESQUEREUX verglichen hatte. Auf Grund der Holzstruktur hatte SCHENK Handbuch, 1890, S. 872) einen *Phyllocladus* aus Australien bestimmt; die fragliche Holzstruktur kommt aber auch bei einigen Podocarpen und Dacrydien vor, so daß der Name *Phyllocladoxylon* GOTHAN bedeutend umfassender ist.

b) Taxoideae. Die Gruppe, bei uns durch die Eibe, *Taxus baccata* L., vertreten, ist vielleicht ebenso alt wie die vorige, wenn nämlich der äußerlich sehr *Taxus*-ähnliche *Palaeotaxus rediviva* NATHORST dahingehört, mit zwischen den Blättern eingeschalteten Sprößchen, die eine terminale, *Taxus*-ähnliche Blüte tragen.

Auch aus der Kreide werden Reste in diese Gruppe gestellt, z. B. *Cephalotaxopsis* FONTAINE von Nordamerika, andere aus dem Tertiär als *Cephalotaxites* HEER, Blattreste, die *Cephalotaxus* sehr ähnlich sehen. Samen von *Cephalotaxus* kamen noch im Pliozän (Frankfurt a. M.) vor (ENGELHARDT und KINKELIN, Senckenb. Abh. 29, 3).

Im Tertiär Europas ist das Vorkommen von *Torreya* (noch im Pliozän des Maintals und Südfrankreichs) kaum anzuzweifeln. Die Gruppe war darnach im arktotertiären Gebiet viel verbreiteter als heute, wo in Europa nur *Taxus* vorhanden ist. Auch dieser ist im Rückgange begriffen, wie besonders CONWENTZ in mehreren Arbeiten nachgewiesen hat. Im Tertiär ist *Taxus* noch nicht gefunden.

Die Hölzer dieser Gruppe sind durch die Spiralverdickungen in den Tracheiden sehr eindeutig charakterisiert. Subfossil sind solche aus dem Diluvium wohlbekannt, dagegen hat das einzige tertiäre Holz dieser Art, das GOTHAN für richtig bestimmt hielt, einer erneuten Prüfung nicht standgehalten (*Taxoxylon scalariforme* GÖPPERT sp.; siehe KRÄUSEL, Palaeontogr. 62, 1919, S. 242), so daß trotz aller Wahrscheinlichkeit

(s. oben *Torreya*) des Vorkommens spiralverdickter Taxaceenhölzer im Tertiär der Nachweis noch fehlt.

Schließlich seien noch die von C. EG. BERTRAND als *Vesquia* beschriebenen Samen der unteren Kreide von Tournai (Belgien) erwähnt, die B. auch anatomisch z. T. untersucht hat. Nach SOLMS-LAUBACH (Einl. S. 63) ist die Zugehörigkeit zur Taxaceenfamilie sehr wohl möglich. B. hat leider keine Abbildungen geboten.

## 2. Pinaceae

Hierher gehört das Gros der Nadelhölzer, und zwar die Koniferen im engeren, eigentlichen Sinne, d. h. die echten Zapfenträger, deren weibliche Blüten also aus einer Achse bestehen, welcher schuppenförmige Fruchtblätter ansitzen, deren Oberseiten die freien, d. h. nicht von den Fruchtblättern umschlossenen Samen tragen.

Es finden sich zahlreich fossile Hölzer, Laubsprosse, auch Zapfen und Samen von Koniferen, welche ihr Vorkommen seit dem Rotliegenden sicherstellen.

### a) Araucarieae

Laub- und Fruchtblätter spiralig gestellt. Fruchtblätter (Fig. 246) holzig, auf der Innenseite z. T. mit einem an eine Ligula (vergl. S. 183) erinnernden zahnförmigen Auswuchs; nur eine Samenanlage auf jedem Fruchtblatt. *Agathis* SALISB. (*Dammara* LAMB.) hat lederige, breitflächige Blätter, mit vielen feinen Längsadern, die Arten der Gattung *Araucaria* JUSS. hingegen sind auch habituell „Nadelhölzer“ durch ihre schuppen- bis nadelförmigen z. T. breit dreieckigen Blätter. Beide Gattungen werden auf Grund von Sproß- und Zapfenresten angegeben, besonders interessiert uns die Gattung *Araucaria*, deren Arten jetzt in Südamerika und Australasien zuhause sind, und von denen die eine, die *A. excelsa*, die Norfolk„tanne“ (Fig. 245), da sie unsere Blumentische ziert, allgemein bekannt ist.

Die Verbreitung der Familie ist heute ausschließlich auf die Südhemisphäre beschränkt, während besonders im Mesozoikum zahlreiche Vertreter auch die Nordhemisphäre bewohnten; im Tertiär ist die Gattung *Araucaria* auf der Nordhemisphäre nicht mehr nachzuweisen, während merkwürdigerweise *Dammara*-ähnliche Zapfenschuppen sogar aus dem hohen Norden in dieser Periode angegeben werden.

Die Araucarieen bilden unter den Koniferen eine sehr selbständige schon durch den Holzbau (s. S. 247) isolierte Gruppe, der von manchen Autoren innerhalb der Koniferen eine größere Selbständigkeit eingeräumt wird.

Betrachten wir zunächst die noch lebenden Gattungen *Araucaria* und *Agathis*. Die Anwesenheit der ersteren Gattung im Jura ist durch

mehrfache Auffindung von einsamigen Zapfenschuppen, meist mit *Araucaria* oder *Araucarites* bezeichnet, ohne Zweifel; ja vor kurzem hat ZEILLER solche aus dem Rotliegenden von Frankreich bekannt gemacht (Bass. houill. Blanz y et Creuzot, 1906, p. 215, t. 50, 1), was besonders wegen der Gattung *Walchia* (S. 312) interessiert: *Araucarites Delafondi* ZEILL. Im unteren Jura ist z. B. *Araucarites Brodiei* CARRUTH. (England), aus dem Gondwanagebiet *A.utchensis* FEISTMANTEL (von Cutch oder Kach) zu nennen, jetzt von HALLE auch in der südamerikanischen Antarktis nachgewiesen, denen sich Arten des oberen Jura anschließen wie *Arauc. microphylla* SAPORTA (Kimmeridge, Dept. Ain), die mit Zweigen vom Habitus der lebenden *A. Bidwilli* bekannt ist. In der Kreide fehlen Zapfenschuppen dieser Art auch nicht (auch Nordamerika), sind aber spärlicher. Mit den sich auf bloße Zweigreste gründenden Angaben muß man vorsichtiger sein. Ein Teil der als *Pagiophyllum* im Jura bezeichneten Zweige dürfte hierhergehören.

Aus dem Tertiär der Südhemisphäre, wo die Arten ja heute noch heimisch sind, kennt man jetzt aus der Antarktis Südamerikas mehrere Araucarien, darunter eine von der Seymour-Insel (64° s. Br.): *A. imponens* DUSÉN, im Gebiete des ewigen Eises. Die Arten sind mit *A. imbricata* und *brasiliensis* verwandt. Von der Kerguelen-Insel ist seit langem Araucarieenholz aus dem Tertiär bekannt und ebenso aus dem australisch-ozeanischen Gebiet. Fossile Hölzer von Araucarieen oder *A.*-Typus sind im Mesozoikum auch bei uns häufig; doch ist hier in der Zuweisung Vorsicht nötig (s. fossile Hölzer).

Weit spärlicher sind die fossilen Reste der Gattung *Agathis* (*Dammara*, Kaurifichte) gesät. Ob die durch breitflächige Blätter ausgezeichnete Koniferengattung *Albertia* SCHIMPER des Buntsandsteins der Vogesen



Fig. 245. Zweig von *Araucaria excelsa*, heterophyll.

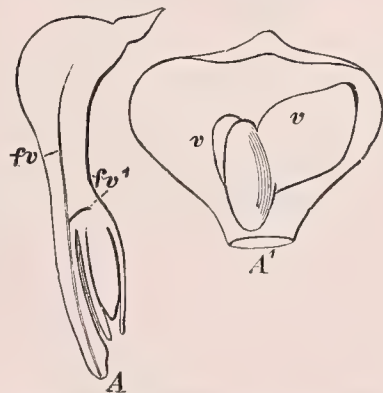


Fig. 246. Zapfenschuppe von *Agathis*. A Längsschnitt, A' von oben, mit einem Samen, v die beiden (ungleichen) Flügel des Samens, fv Leitbündel.

Aus WARMING.

hierhergehört, ist mangels jeder Kunde von den Zapfen ganz ungewiß. Ebenso wären die aus der Kreide von Böhmen u. a. angegebenen „Zapfen“ (*Dammarites crassipes* GÖPPERT) zu streichen, zumal wenn die Angaben von VELENOFSKY (Gymnosperm. böhm. Kreideform. 1885, S. 1 ff.) richtig sind, daß sie gar keine Zapfen sind, sondern zapfenförmige Stammstücke, die lang bandförmige Blätter trugen (*Kran-nera*). Am wichtigsten scheinen noch die aus dem Oligozän von Wolhynien von SCHMALHAUSEN (Paläontol. Abhandl. 1883, S. 313) bekannt gemachten Zapfen von *Dammara Armaschewskii* nebst *D. Tolli* von den Neusibirischen Inseln zu sein, Zapfenschuppen mit je einem Samen, die wohl in die Araucarienverwandschaft gehören. Blattreste sind bedeutend schwieriger zu deuten, da isolierte Blätter von *Agathis*-Art sich dem *Podozamites-Desmiophyllum*-Typus nähern. Ob die von HOLLICK und JEFFREY als *Protodammara* bezeichneten Zapfenschuppen etwas mit *Dammara* zu tun haben, ist sehr zweifelhaft. Es sind Zapfenschuppen, die Anheftungsstellen von drei Samen zeigen, sonst *Dammara*-Zapfenschuppen ähneln und auch anatomische Struktur noch beobachten ließen; die Zugehörigkeit zu den Araucarien soll durch die Anatomie bewiesen werden. Hierzu sollen Zweige mit *Brachyphyllum*-Charakter gehören, deren Holz z. T. araucarioide Charaktere zeigt. Die 3-Samigkeit und die *Brachyphyllum*-Form der Zweige sehen gerade nicht sehr nach *Agathis* aus und, zumal die Zusammengehörigkeit der Zapfenschuppen und der Zweige gar nicht bewiesen ist, bleibt die Stellung zweifelhaft. Auch der Holzbau gibt keine genügende Antwort. Eine eingehende Kritik der fossilen Araucarien ist bei SEWARD und FORD (Phil. Trans. R. S. 1906, S. 373 ff.) zu finden.

#### Zu den Araucarien gebrachte Koniferen zweifelhafterer Stellung.

*Walchia* STERNBERG. Die Gattung gründet sich zunächst auf Laubzweige mit nadelförmigen Blättern, die äußerlich auffallend der bekannten *Araucaria excelsa* gleichen, speziell die von *W. piniformis* STERNB. Man hatte sie daher schon früh mit Araucarien in Verbindung gebracht. Die Zweige sind fiederig verzweigt, mit bald schräg ansitzenden (häufigste Art: *W. piniformis* STERNB., Fig. 248 a), bald mehr senkrecht abstehenden Nadeln (*W. filiciformis* STERNB., Fig. 247); auch eine Art mit mehr schuppenförmigen Blättern wird zu *Walchia* gerechnet (*W. flaccida* GOEPP.). ZEILLER hat einen Zapfen von *Walchia filiciformis* STERNB. bekannt gemacht (Bassin houiller de Brive, 1892, t. XV, 3), der die Einsamigkeit einer Zapfenschuppe zeigt. Die als *Schizodendron* EICHWALD oder *Tyloedendron* WEISS<sup>1)</sup> bekannten Fossilien sind als Markkörper von Hölzern

<sup>1)</sup> Das von F. E. WEISS (Manchest. Lit. Phil. Soc. 57, 1913, Nr. 18) beschriebene *Tyloedendron Cowardi* hat, wie die Struktur beweist, mit *Tyloedendron* im obigen Sinne nichts zu tun. Es enthält auch Leitbündel und sollte nicht *Tyloedendron* genannt werden.

erkannt worden (Fig. 249), die man mit guten Gründen auf *Walchia* bezieht; sie zeigen eine große Ähnlichkeit mit Markausgüssen von



Fig. 247. *Walchia filiciformis* STBG. Rotliegendes, Deutschland.

lebenden Araucarien, so daß dies ebenfalls für die Araucarieennatur von *Walchia* spricht (POTONIÉ, Jahrb. Kgl. Preuß. Geol. L. A. 1888, S. 311 ff.).



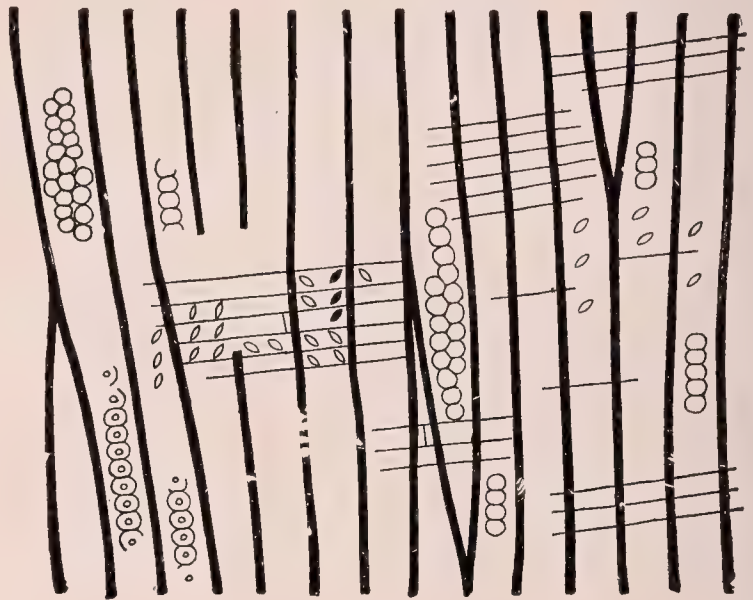
Fig. 248. *Walchia* STBG., a *W. piniformis* STBG., b *W. linearifolia* GÖPP.  
Rotlieg. von Deutschland.

Schließlich sei auch erwähnt, daß das *Tylodendron* umgebende Holz (Fig. 250), dessen Typus sich auch massenhaft sonst in den gleichen

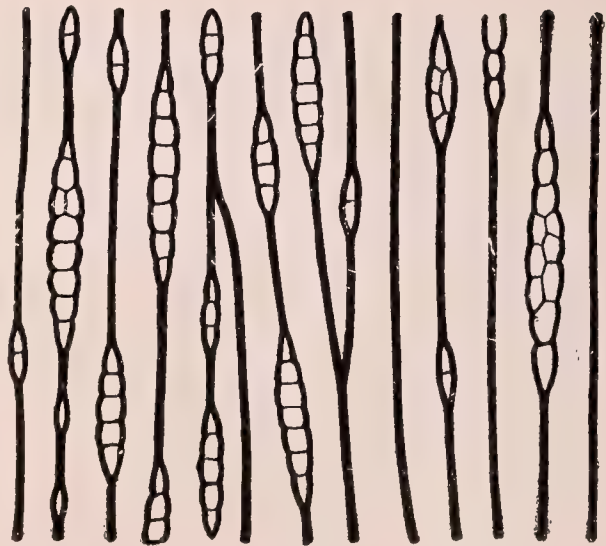
Schichten findet, ebenfalls araucarioiden Bau besitzt, indes kann man dies nicht im systematischen Sinne verwerten, da der araucarioide Bau



Fig. 249. *Tyloedendron* (*Schizodendron*) *speciosum* Weiss. Rotliegendes, Deutschland ( $\frac{1}{1}$ ).



a



b

Fig. 250. Struktur des Holzes (*Dadoxylon*), das einen *Tyloedendron*-Marksteinkern umgibt. a Radialschliff mit araucarioiden Hoftüpfeln, b Tangentialschliff, Markstrahlen quer durchschnitten. Stark vergr.

im Palaeozoikum allein herrschend war und ganz verschiedenen Gymnospermentypen zukam.



Wenn man von *Walchia* schlechthin spricht, so meint man die Laubzweige, deren beide häufigste Arten in Fig. 247, 248 abgebildet sind. *Walchia* ist ein sehr wichtiges Leitfossil des Rotliegenden, sehr selten schon ein wenig tiefer vorkommend, und hatte weite, jedoch keineswegs allgemeine Verbreitung. Im europäischen Rotliegenden ist sie gemein, im (? russisch-) asiatischen fehlt sie bisher, taucht dann in den westlicheren und mittleren Vereinigten Staaten wieder auf, fehlt aber ganz in den östlichen (Pennsylvanien, Virginien usw.); in den Gondwanagebieten fehlt sie ebenfalls. Bemerkenswert sind die *Tyloedendron*-Funde im Perm des östlichen Kanada (HOLDEN, Ann. Bot. 1913, S. 243), wo Holz und Marksteinkerne gefunden wurden; ein Zusammenhang mit *Walchia* ist hier zunächst weniger wahrscheinlich, da Walchien in dem östlichen Nordamerika, wie oben gesagt, noch nicht beobachtet sind. *Tyloedendron*-Marksteinkerne werden ja auch mit anderen Koniferen in Zusammenhang gebracht, besonders mit Trias-Voltzien. *Walchia*-ähnliche oder sogar von ihr z. T. kaum zu unterscheidende Laubzweige gehören auch zu *Gomphostrobus* MARION, einem isolierten Typus, der wegen der Einsamigkeit der Zapfenschuppen von manchen auch mit Araucarien in Verbindung gebracht wird. Von ihm war schon S. 261 die Rede.

Hier sei noch angeschlossen die Gattung *Doliosrobis* MARION (Ann. Sci. Géol. 20, 1888, S. 61), aus dem Alttertiär von Südfrankreich, eigentümliche Zapfen mit einsamigen dornig zugespitzten Schuppen an Zweigen, die den als *Sequoia Sternbergi* HEER bezeichneten ähneln und wegen der Zapfen in die Nähe von *Agathis* gebracht wurden, mit der allerdings sonst weder die Zweige noch die Zapfen Ähnlichkeit haben, letztere insbesondere wegen der dünnen Zapfenschuppen, die mit den mehr holzigen von *Dammara* oder *Araucaria* keine Ähnlichkeit haben; das Laub zeigt *Pagiophyllum*-Charakter. Als tertiäre araucarioide Formen in Europa besitzen die *Doliosrobis*-Funde größeres Interesse.

Mit Araucarien werden häufig auch die als *Pagiophyllum* HEER und *Elatides* HEER bezeichneten Koniferenzweige in Verbindung gebracht, über die hinten Näheres zu finden ist.

Über *Araucariopitys* JEFFREY u. ähnl. s. am Schluß der Koniferen.

#### b) Taxodieae (und verwandte Formen)

Blätter spiralg wie bei der vorigen Gruppe, Fruchtblätter andeutungsweise in Deck- und Fruchtschuppe gegliedert. Samenanlagen 2—8. Die Gruppe enthält z. T. riesenhafte Bäume und besaß ehemals eine viel weitere Verbreitung als jetzt, und zwar anscheinend wie heutzutage wenigstens in den Hauptgattungen ebenfalls nur auf der Nordhemisphäre (*Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Sequoia* und *Cryptomeria*). Wir

betrachten zunächst wieder die lebenden Gattungen und die auf sie direkt bezogenen Fossilien<sup>1)</sup>).

*Taxodium* RICH. Die Hauptart, *Taxodium distichum* RICH. (Sumpfyzypresse), bewohnt die großen Küstenmoore (swamps) der südlichen atlantischen Region der Vereinigten Staaten; sie bildet durch die Abwerfung der Langtriebe eine merkwürdige Form unter den Koniferen. Fossil ist die Gattung seit dem Eozän bekannt, massenhaft im Oligozän und Miozän der Nordhemisphäre, namentlich von Europa und Nordamerika. Sie ist mit anderen Koniferen an der Bildung der Braunkohlen in starkem Maße beteiligt gewesen. Daß indes alle der aufrecht stehenden Koniferenstämme, wie bei Senftenberg, von *Taxodium* herrühren sollen, ist unbewiesen und

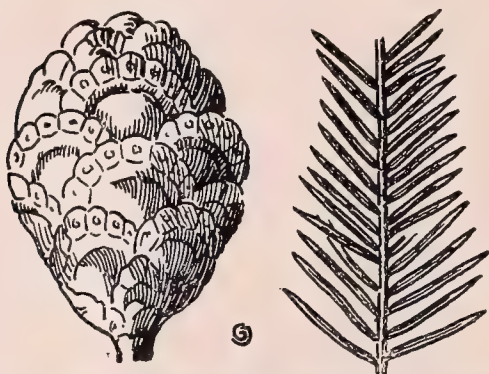


Fig. 251. *Taxodium distichum mioecenicum* HEER, Zapfen und Laubzweig. Miozän des Samlandes. Nach HEER.

sogar unrichtig, da nach neueren Untersuchungen auch eine *Sequoia*-Art daran mindestens in demselben Maße beteiligt war (GOTHAN, Abh. Pr. Geol. L.-A. N. F. 46, 1906, S. 164; KRÄUSEL, Jahrb. Pr. Geol. L.-A. 38, II, 1/2, 1919, S. 310). Die Formen des Oligozän-Miozän unterscheiden sich in der Form kaum von der lebenden Art, so daß höchst wahrscheinlich die heute lebende Art schon im Tertiär selber existiert hat (Fig. 251). Sie wird von den meisten Autoren auch als



Fig. 252. *Glyptostrobus heterophyllus* ENDL., lebend. Nach KÖHNE.

<sup>1)</sup> SEWARD, Foss. plants 4, S. 328, hat ähnlich wie bei *Ginkgoites* für die fossilen Taxodien und Sequoien die Namen *Taxodites*, *Sequoiites* wieder aufgenommen, bzw. für Formen wie *Libocedrus salicornioides* allgemeinere Bezeichnungen wie *Cupressinocladus* usw. angewandt. Wir können ihm hierin nicht folgen, da er so eine Scheidewand zwischen den lebenden und fossilen Formen aufrichtet, wie wir schon S. 299 bemerkten.

*Taxodium distichum fossile* oder *oligocenicum*, *pliocenicum* usw. zu benannt. Mit dem Pliozän verschwindet sie aus Europa, wie auch ihre Genossen. Viele Braunkohlenhölzer stammen zweifellos von *Taxodium* her und sind in der Holzstruktur ebenfalls von der lebenden Art nicht zu unterscheiden. Merkwürdigerweise hat man von den Atemwurzeln (Knieen), die bei der lebenden Art an nassen Standorten so charakteristisch sind, weder an den autochthonen Stämmen der Braunkohlenlager noch sonst im Tertiär etwas entdecken können. Der Grund davon ist noch nicht klar.

*Glyptostrobus* ENDL., von vielen Autoren mit *Taxodium* vereinigt, ist ein heute im östlichen China an Flußufern vorkommender Strauch mit heterophyllen Zweigen. Ihm sehr nahestehende oder mit ihm identische Laub-, Zapfen- und Holzreste werden sehr häufig im Tertiär der Nordhemisphäre bis in die Arktis, auch bei uns, vom Eozän bis Pliozän gefunden (*G. europaeus* HEER). Wenn, wie es scheint, gewisse Holzreste richtig dazugezogen sind, so war die Art früher baumförmig. Die Gattung soll schon in der unteren und oberen Kreide (Grönland) existiert haben, doch sind die HEERSchen Stücke noch nicht überzeugend genug.

*Sequoia* ENDL. ist in der lebenden Flora durch 2 Arten vertreten, von denen die eine nur noch einen sehr beschränkten Verbreitungsbezirk im Yosemite-Tal (Kalifornien) besitzt und durch die riesige Größe mancher Exemplare Weltberühmtheit hat (Mammutbaum), *Sequoia gigantea*. Ähnlich wie bei den beiden vorigen Gattungen besitzen wir von ihr — wie von der folgenden Art — fossile Parallelarten oder fast identische Formen im Tertiär: *Sequoia Couttsiae* und *Sternbergi* HEER genannt. Der anderen, ebenfalls jetzt auf das westliche Nordamerika beschränkten, aber weit zahlreicher vorhandenen Art (*Sequoia sempervirens* ENDL.) entspricht die fossile *Sequoia Langsdorfi* HEER, die in unseren Braunkohlenmooren weit häufiger gewesen zu sein scheint als *S. Couttsiae* HEER; auch ein großer Teil der Stämme gehört zweifellos ihr an. Darnach hätte sie einen Wechsel in der Ökologie durchgemacht, da sie heute wie ihre Schwester nur als Gebirgsbaum bekannt ist. *Sequoia Langsdorfi* ist vom Eozän bis zum Pliozän bekannt (z. B. Pliozän Frankfurt a. M.), wogegen *S. Couttsiae* im Pliozän noch nicht nachgewiesen zu sein scheint (Fig. 253).

Wir übergehen weitere tertiäre Arten, die den genannten ähnlich sind, und heben noch die älteren Arten hervor, die anscheinend bis in die unterste Kreide (Portland) hinabreichen. Schon HEER hatte aus der Unter- und Oberkreide von Grönland zahlreiche *Sequoia*-Reste (Zapfen und Blätter) bekannt gemacht, neuerdings sind Zapfen im Wealden (Portland) von Boulogne angegeben worden (FLICHE und ZEILLER, Bull. Soc. géol. France 1908, S. 798). Wenn man auch die

letzteren vielleicht mit einiger Reserve betrachten wird, so muß doch *Sequoia* als die älteste lebende Taxodiengattung gelten (HEER, Fl. foss. arct. 3, 2, S. 77. 1874). Auch aus der unteren Kreide (Lower-Green-sand) von England hat STOPES ein strukturzeigendes Zweigstück bekannt gemacht, das der *Sequoia gigantea* ähnelt (Catalogue cret. plants 2, 1915, S. 70).

Von den übrigen Gattungen dieser Gruppe ist zunächst *Cryptomeria* zu erwähnen, in Japan heimisch, durch die vorn gespaltenen Zapfenschuppen sehr charakteristisch (Fig. 254), ein Merkmal, das eine Reihe von älteren fossilen Gattungen ebenfalls zeigt, wie *Voltzia*, *Cheirolepis* u. a. *Cryptomeria* scheint, worauf schon ihre heutige geographische Verbreitung hinweist, ebenfalls im Tertiär weiter verbreitet gewesen zu

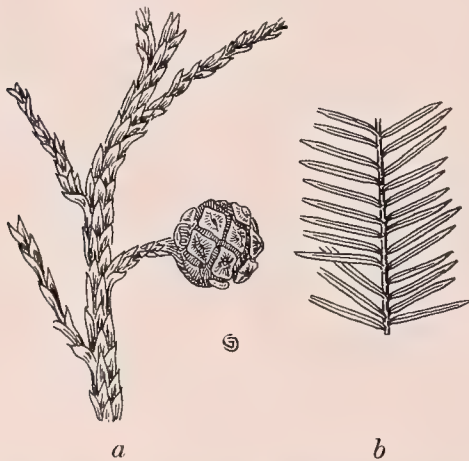


Fig. 253. *a* *Sequoia Couttsiae* HEER, restaur., verkl., *b* *S. Langsdorffi* HEER. Zweigstück Nach HEER.



Fig. 254. *Cryptomeria japonica*, lebend. *a* Sproß mit Zapfen, *b* Zapfenschuppen von außen.

sein; die besten Reste (Zweige und Zapfen) aus dem englischen Eozän sind der lebenden Art, soviel man erkennen kann, recht ähnlich. In der oberen Kreide Japans sind von STOPES und FUJII (Phil. Trans. R. S. B. 201, S. 52, 1910) als *Cryptomeriopsis* *Cryptomeria*-ähnliche strukturbietende Laubzweigreste angegeben worden.

Etwas isolierter Stellung sind die Gattungen *Sciadopitys* (Japan, Schirmtanne), *Cunninghamia* (südl. China) und *Athrotaxis* DON, letztere im australischen Florengebiet heimisch und auch dadurch von den übrigen abweichend. Die erstgenannte Gattung ist fossil erst neuerdings bei uns im Tertiär sicher nachgewiesen (*Sc. tertiaria* MENZEL, Jahrb. Kgl. Pr. Geol. L.-A. XXXIV, I, 1, 1913, S. 26) durch Blätter, männliche und weibliche Zapfenreste, dem heutigen Typus ähnlich. Im besondern sind

aber noch die früher als „*Pinus*“ *Crameri* HEER beschriebenen Blätter aus der unteren und oberen Kreide Grönlands zu erwähnen. HALLE (Geol. För. Förh. 1915, S. 508) hat bei ihnen eine Blattstruktur nachgewiesen, die fast genau mit der von *Sciadopitys verticillata* übereinstimmt. Es sind lineale Blätter mit einer Längsgrube auf der Unterseite, die von Papillen überdeckt ist und auf dem Grunde die Spaltöffnungen trägt, genau wie die lebende *Sciad. verticillata*. HALLE hat für solche Blätter den Namen *Sciadopitytes* GÖPPERT wieder aufgenommen. *Cycloptitys* SCHMALHAUSEN aus dem Perm Rußlands hat wohl mit *Sciad.* nicht zu tun, vielleicht gehört sie zu den *Equisetales* (*Annularia*).

Als *Cunninghamites* STERNBERG sind namentlich aus der Kreide öfter Zweigreste beschrieben worden, deren Verwandtschaft mit

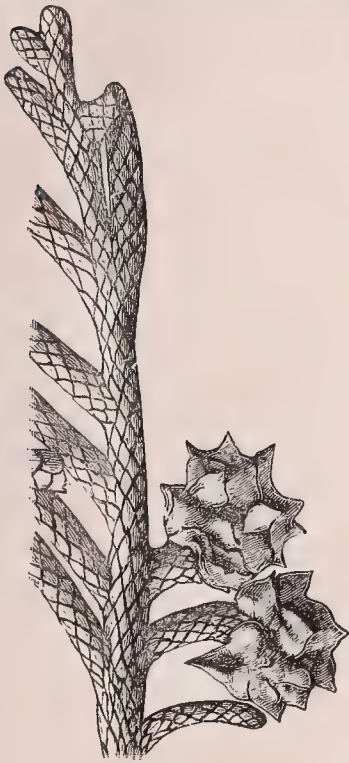


Fig. 255. *Echinostrobus Sternbergi* SCHIMP. Solnhofener Kalk. Nach SCHIMPER.



Fig. 256. a, b *Plutonia cretacea* VELENOSKY, c *Cera- tostrobus echinatus* VEL., d *Microlepidium striatulum* VEL. Böhm. Cenoman. Nach VELENOSKY.

*Cunninghamia* aber schon SCHENK in Frage gestellt hat. Besser fundiert erscheint der strukturbietende Zapfen aus der oberen Kreide Japans (Hokkaido), der von STOPES u. FUJII neuerdings beschrieben wurde (*Cunninghamiostrobus yubariensis*, STOPES u. FUJII, a. a. O., 1910, p. 45).

Bezüglich *Athrotaxis* ist namentlich zu bemerken, daß man mit SA- PORTA öfter aus dem weißen Jura von Solnhofen bekannte zapfentragende Zweige (*Echinostrobus Sternbergi* SCHIMPER) damit verglichen hat, ohne indes mehr als die habituelle Übereinstimmung zu Hilfe nehmen zu können (Fig. 255). Wichtiger sind die von MENZEL aus dem böhmischen Tertiär angegebenen *Athrotaxidium*-Reste mit sehr *Athrotaxis*-ähnlichen Zapfen und Blättern (Isis, 1900, S. 97), bei denen leider die innere Organisation des Zapfens noch nicht bekannt ist. Neuerdings hat HALLE (Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 51, 3, 1913, S. 40) sehr *Athrotaxis*-ähnliche Reste aus

der unteren Kreide von Patagonien (*Athrotaxites Ungerii* HALLE) bekannt gemacht, die für die Geographie dieser Gattung ebenfalls wichtig sind.

*Microlepidium* VELENOVSKY aus cenomanen Schichten erinnert dagegen auffallend an einen *Taxodium*-Zapfen (Fig. 256c) und darf vielleicht als Vorläufer dieser Gattung angesehen werden.

*Geinitzia* HEER, eine besonders der oberen Kreide eigentümliche Gattung, ist durch Zapfen- und Zweigfunde zahlreich bekannt. Die Zapfenschuppen ähneln recht sehr denen von *Sequoia*, jedoch sind die Zapfen selbst sehr lang zylindrisch mit dicker Achse; die Blätter sind ziemlich kurz krumm-nadelförmig. In der oberen Kreide des Harzgebietes ist die Gattung z. B. sehr häufig, aber auch anderwärts in der Kreide nicht selten. Ob die von HOLLICK u. JEFFREY (Mem. N. York Bot. Garden, III, 1909, S. 43ff.) als *Eugeinitzia* und *Pseudogeinitzia* beschriebenen Formen sich wirklich von *Geinitzia* unterscheiden, ist wohl noch zweifelhaft; diese Autoren nehmen araucarioide Verwandtschaft dafür an, was auch noch angezweifelt werden muß. Sie stammen aus der oberen Kreide von Kreischerville (New York). Die Autoren haben durch geschickte Behandlung der kohligen Zweige noch die innere Struktur untersuchen können.

#### Fossile Gattungen, die mit den Taxodien in Verbindung gebracht werden

*Voltzia* BRONGNIART. Laubzweige mit spiraliger, länglich linealer oder kürzerer spiraliger Beblätterung, oft heterophyll; Zapfen mit vorn eingekerbten Zapfenschuppen, 2—3 Samen auf den Zapfenschuppen. Die Gattung ist im Zechstein in nennenswerter Menge, im Buntsandstein häufig gefunden worden und reicht etwa bis zum Keuper. Im Zechstein ist bemerkenswert *V. Liebeana* GEINITZ (Fig. 257), von der Zweige, Zapfen und Samen bekannt sind. Laubzweige und Zapfen sind von der im Buntsandstein charakteristischen *V. heterophylla* BRONGN. bekannt; ihr Holz muß nach allem, was man weiß, wie das von *V. Liebeana* araucarioiden Bau besessen haben (S. 216). Die Art ist speziell im Vogesenbuntsandstein früher viel gefunden worden. Zu *Voltzia* rechnet man auch die im mittleren Keuper vorkommenden als *Voltzia keuperiana* SCHIMP. sp. (*V. coburgensis* SCHAUR.) bezeichneten Reste, zu denen ebenfalls Zweige, Zapfen, Holzreste gezogen werden. *Tylodendron*-artige Marksteinkerne gehören wohl auch hierher (Fig. 258), und diese sind auch von *Voltzia heterophylla* bekannt (SEWARD, Geolog. Mag. 1890, S. 219). Anatomisch untersuchbare Reste von Zweigen und Holz des *V. coburgensis*-Typus sind jetzt nebst *Tylodendron* aus dem östlichen Kanada beschrieben worden (HOLDEN, Ann. Bot. XXVII, 1913, S. 243). Von Wichtigkeit für die Verbreitung von *Voltzia* ist die Frage, ob die aus den Gondwanagebieten als *Voltzia heterophylla* bezeichneten Laub-

zweige wirklich unserer Buntsandstein-Art angehören oder nicht (vergl. besonders FEISTMANTEL, Gondwana-Flora Bd. III). Die meisten Autoren scheinen diese Frage zu bejahen, ohne daß indes ein triftiger Grund dafür angegeben würde; die Art der Heterophyllie, wie sie an unserer *V. heterophylla* bekannt ist, fehlt den Gondwana-Exemplaren völlig, und ebenso sind Zapfenfunde nicht bekannt. Es ist also nicht einmal sicher, ob die Zweige überhaupt zu *Voltzia* gehören. Man sollte sie mit einem



Fig. 257. *Voltzia Liebeana* H. B. GEIN. *a* Laubsproß (links zwei Blättchen von *Ulmannia Bronni*), *b* Zapfen, *c*—*f* Zapfenschuppen mit 2—3 Samenanlagen oder Ansatzstellen davon; *g* reifer Same. Kupferschiefer von Trebnitz bei Gera. Nach H. B. GEINITZ

Sammelnamen, etwa *Elatocladus* HALLE oder dergl. bezeichnen, dessen Gebrauch in analogen Fällen für Koniferenzweige dringend zu empfehlen ist, wie *Desmiophyllum* für zweifelhafte längsstreifige Blätter (S. 336).

Mit *Voltzia* durch die gelappten Zapfenschuppen verwandte Gattungen sind eine ganze Reihe vorhanden, die deswegen auch als mit Taxodien verwandt betrachtet werden können; POTONIÉ hat eine An-

zahl dieser Gattungen (auch in der 1. Auflage dieses Buches) in eine Sammelgattung „*Voltziopsis*“ zusammengezogen, womit jedoch kaum etwas erreicht sein dürfte, da man sie als „Untergattungen“ doch wieder aufnehmen müßte. Die wichtigsten dieser Formen sind:

*Leptostrobus* HEER mit einem recht *Voltzia*-ähnlichen langen Zapfen und kurz schuppenförmigen oder — wohl an rein sterilen Trieben — langnadeligen, zu Kurztrieben vereinigten Blättern. Jura Sibiriens. An diese Gattung erinnern auch die Zapfenschuppen und Zweigreste aus dem oberen Gondwana von Deutsch-Ostafrika (Fig. 259), allerdings fehlen hier die Kurztriebe, die von HEER auf *Leptostrobus* bezogen werden. *Cheirolepis* SCHIMPER des Rhät-Lias zeichnet sich durch dreieckige spitze Lappen der 2-samigen Zapfenschuppen aus; es sind unregelmäßig



Fig. 258. Marksteinkern von ? *Voltzia coburgensis* SCHAUR., Keuper von Koburg. *b* Blattspuren.



Fig. 259. *Leptostrobus*-ähnliche Reste (Zweig und Zapfenschuppen) aus dem oberen Gondwana Ostafrikas (? Rhät).

verzweigte Äste mit ziemlich kurzen Blättern von *Brachyphyllum*- bis *Pagiophyllum*-Typus. Die Gattung wird auch anderwärts angegeben (Schweiz, England), ist aber nur durch Zapfenschuppen zu garantieren.

Nur als Zapfen ist bekannt *Swedenborgia* NATHORST des schwedischen Rhät-Lias mit äußerlich etwas an *Cryptomeria* erinnernden stark gezähnten Zapfenschuppen mit je einem (!) Samen.

Am nächsten steht *Voltzia* von diesen ohne Zweifel *Leptostrobus*, und nur die langnadeligen Kurztriebe, die dazu gerechnet werden, können eine Trennung rechtfertigen. —

*Ceratostrobus* VELENOFSKY aus der böhmischen Oberkreide hatte Zapfen ganz von *Sequoia*-Habitus, dessen Schuppen aber in einen dornartigen Fortsatz ausliefen; Beblätterung ähnlich der von *Sequoia Couttsiae* (Fig. 256*b*).



## c) Cupressineae, Cypressengewächse

Laub- und Fruchtblätter gegenständig (Fig. 260 *a* u. *b*), oder quirlig gestellt. Frucht mit holzigen Fruchtblättern (Fig. 260) oder beerig (*Juniperus*). Die Gruppe, fossil nicht von großer Bedeutung, ist heute in Europa nur durch einige Arten der Gattung *Juniperus* vertreten, war aber früher weit zahlreicher, indem die meisten jetzt nordamerikanisch-ostasiatischen und noch andere Gattungen im Tertiär bei uns zuhause waren. Wir betrachten zunächst wieder die lebenden Gattungen, soweit sie besonderes Interesse bieten.

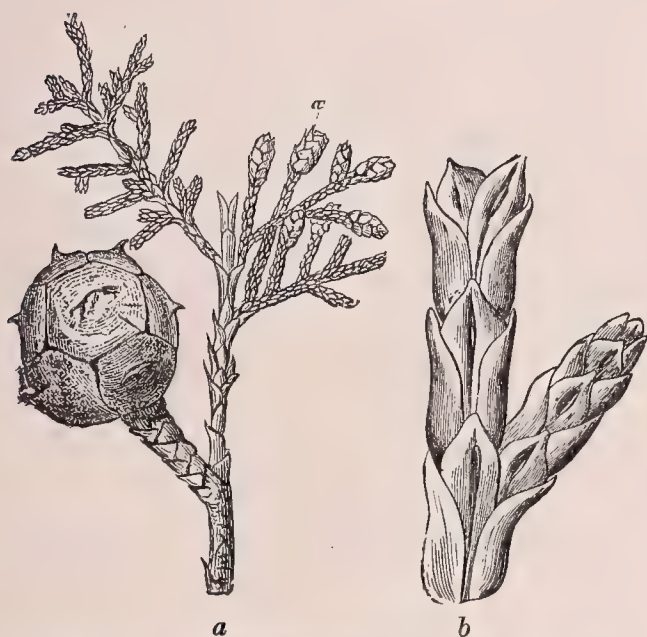


Fig. 260. *a* *Cupressus Goveniana* GORD., lebend, mit Zapfen und männl. Blütenk.), *b* Zweigstück von *Thuja orientalis*, vergr., lebend. Aus WARMING.



Fig. 261. *Callitris Reichii* aus der oberen Kreide von Kunststadt (Mähren). *m* Zweige mit männl. Blüten, *w*, *w*<sub>2</sub> Zweig mit Zapfen (*w*<sub>1</sub> geschlossen, *w*<sub>2</sub> offen). Nach KRASSER.

Der lebenden Gattung *Thuja* ähnliche Zweigreste sind schon im Jura stellenweise bekannt, meist als *Thuites* BRONGN. bezeichnet; es besteht kein Zweifel, daß die Gattung selbst im Tertiär in Europa vorhanden war, da sich noch im unteren Diluvium von Weimar nach SCHLECHTENDAL (Zeitschr. Naturwiss. 75, 1903, S. 33) Zweige von *Th. occidentalis* (*thuringiaca*) finden. Die wenigen als *Cupressus* L., die eigentlichen Zypressen, angegebenen übergehen wir; die Unterscheidung gegen *Thuja* und ähnliche Zweige ist oft sehr schwer. Auch von *Juniperus* ist fossil nicht viel vorhanden; es kommen nur Laubzweige in Frage, da die Beeren sich fossil kaum erhalten können; von den beiden Gruppen der Gattung scheinen die Arten mit Schuppen-

blättern (Sekt. *Sabina*) zuerst erschienen zu sein, im Tertiär werden beide Gruppen, also auch die nadelblättrige (*Oxycedrus*) angegeben. Auch Holzreste sind davon aus der Braunkohle bekannt. Neuerdings hat KRÄUSEL unter Benutzung der von GOTHAN früher angegebenen Merkmale solche Holzreste als *Juniperoxylon* herausgehoben, vielleicht mit Recht. Die fossilen *Juniperus*-Reste sind aber im ganzen noch unbefriedigend.

*Callitris* (mit *Frenela* und *Widdringtonia*) hat meist 4klappige Zapfen und ist heute aus Europa verschwunden (Nordafrika, Südafrika, Australisches Gebiet). Die heute bekannteste Art ist *C. quadrivalvis* des Atlas-Gebirges in Nordafrika; die im Tertiär in Europa vorkommende *C. Brongniarti* ENDL. steht der obigen Art sehr nahe, und dies gilt auch noch für die aus der oberen Kreide von Böhmen und Mähren (auch Nordamerika) bekannte *C. Reichii* ETTINGSH., durch Zweige mit männlichen und weiblichen Zapfen vertreten (Fig. 261). Der Untergattung *Frenela* nahestehende lange verkannte Reste sind in der unteren und auch der oberen Kreide von Europa und Nordamerika gefunden worden und unter dem Namen *Frenelopsis* SCHENK bekannt, z. B. *Fr. Hoheneggeri* ETTINGSH. sp., es fehlen jedoch noch Funde von Zapfen. Von *Frenelopsis*-Arten haben ZEILLER und BERRY interessante Epidermispräparate bekannt gemacht (vgl. BERRY, Bot. Gaz. 50, 1910, S. 305).

Die schon im Keuper auftretenden, als „*Widdringtonites*“ ENDL. bezeichneten Zweige mit dicht und spiralig stehenden, kurzen Blättern sind in der Stellung unsicher und meist gar keine Cupressineen. *Widdringtonia* ist aber im Tertiär sehr wohl nachzuweisen.

Die Gattung *Libocedrus* war, wie sich auch aus ihrer heutigen Verbreitung (außer auf der Südhemisphäre in China, Japan und Kalifornien) erwarten läßt, im Tertiär auch in Europa sehr verbreitet, besonders *Liboc. salicornioides* HEER ist hier zu nennen, die Gattung reicht aber ebenfalls bis in die obere Kreide hinunter.

Die Cupressineen als solche haben schon im oberen Jura ihren Ursprung genommen, wie die dekussierten Blätter beweisen; ein Teil der unter dem Sammelnamen *Palaeocyparis* SAPORTA (Palaeont. franç. III, p. 574) zusammengefaßten Stücke wird hierhergehören. Es sind auch solche aus diesen Schichten mit Zapfen bekannt, ausgestorbenen Typen angehörig, zu denen wir damit übergehen.

*Phyllostrobos* SAPORTA aus dem Kimmeridge ist hier zunächst zu nennen mit kurzen schuppigen Blättchen und einem Zapfen, der an *Libocedrus* und *Callitris* erinnert.

*Moriconia* DEBEY u. ETTINGSHAUSEN stellen sehr eigentümliche, dicht schuppig beblätterte Zweige dar, die in der oberen Kreide an mehreren Stellen (Deutschland, Grönland, Nordamerika) gefunden worden

sind und ursprünglich für Farnblätter gehalten wurden. Sie sind kaum mit etwas anderm zu verwechseln.

SEWARD (Foss. plants IV, S. 307) hat für sterile Koniferenzweige von Cupressineencharakter, die man aber nicht mit bestimmten Merkmalen generisch näher definieren kann oder will, das Sammelgenus *Cupressinocladus* vorgeschlagen; es ist fraglos, daß man statt der auf gewisse Gattungen weisenden Namen wie *Thuites*, *Cupressites* oft besser damit fahren wird, doch hat SEWARD das Genus wohl zu weit gefaßt und in übertriebener Skepsis selbst tertiäre *Libocedrus*-Arten darin einbezogen. In gewissen Fällen dürfte der Name dagegen sehr passend sein.

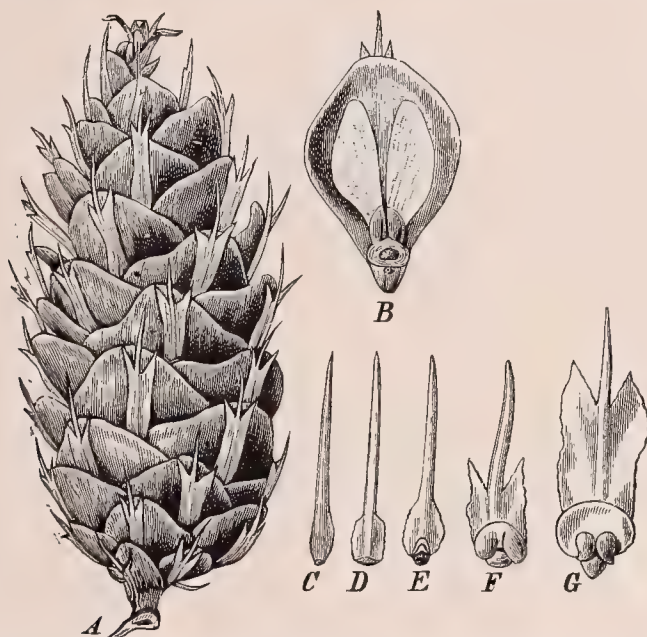


Fig. 262. *Pseudotsuga Douglasii*, westl. Nordamerika, als Beispiel eines Abietineenzapfens mit deutlicher Frucht- und Deckschuppe. A Habitus, B Fruchtschuppe von innen mit den 2 Samen. C—G Deckschuppen verschiedener Form, bei B diese hinter der Fruchtschuppe emporragend.

#### d) Abietineae, Tannengewächse

Die Familie bildet die heute am reichsten gegliederte Gruppe, in manchen Formen, wie *Pinus* s. str., vielleicht noch in Fortentwicklung begriffen. Sie unterscheidet sich von den vorigen Gruppen durch die deutliche Entwicklung von Frucht- und Deckschuppe, von denen letztere manchmal sogar die Fruchtschuppe überragt, wie bei manchen *Abies*-Arten und *Pseudotsuga* (Fig. 262). Die Samen stehen stets in Zweizahl; die Blätter in Langtrieben (einzeln) oder zu 2 bis vielen in Kurztrieben. In der Holzanatomie sind die Abietineen gut gekennzeichnet (s. Koniferenhölzer). Sie sind heute ausschließlich auf der Nordhemisphäre zuhause und meist in den gemäßigten Zonen, nur wenige Arten sind an größere Wärme akkommodiert. Auch früher war die Verbreitung anscheinend ausschließlich auf die nördliche Halbkugel beschränkt.

Die Anfänge der Abietineen reichen anscheinend in die Rhät-Jura-Formation zurück, wenngleich die ältesten dahingestellten Reste nicht ganz befriedigend sind. Im Rhät-Lias Schonens hat NATHORST abietineenartige, geflügelte Samen (*Pityospermum Lundgreni* NATH.) gefunden, sowie Pollenkörner mit zwei Luftsäcken nach *Pinus*-Art (Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 14, 3, 1876, S. 62; 43, 6, 1908, S. 12). NATHORST hat für solche älteren, nicht sicheren Abietineenreste die Namen *Pityophyllum* (Nadeln), *Pityocladus* (Zweige), *Pityospermum* (Samen), *Pityostrobus* (Zapfen) für die betreffenden Organe eingeführt, die sehr passend statt des früher gebrauchten, unklaren und mißbrauchten *Pinites* GÖPPERT sind; SEWARD<sup>1)</sup> hat noch *Pityosporites* für Pollenkörner abietoider Art hinzugefügt und *Pityites*, den er für unklarere Abietineenreste, die in den rezenten Gruppen nicht untergebracht werden können, gebraucht, wie z. B. *Pityites Solmsi* aus dem englischen Weald, eine Konifere, die Kurztriebe mit zahlreichen langen Nadeln und äußerlich *Tsuga*-artigen Zapfen zeigt. Solche Hilfsgenera sind für solche Fälle sehr praktisch.

Die oben genannten älteren Reste stehen etwas isoliert; denn größere Häufigkeit erreicht die Gruppe erst in der untersten Kreide, von wo Zapfen, Samen, Hölzer und Laubzweige bekannt sind, die man nur zu dieser Koniferengruppe stellen kann. Die oberkretazischen, insbesondere aber die tertiären Abietineen stehen heutigen Formenkreisen mehr oder minder nahe; daneben kommen namentlich in der Kreide noch fremdartige Typen vor.

Wir betrachten zunächst wieder die lebenden Gattungen und ihre Vorfahren, die die gewöhnlichsten Koniferen unserer Gegenden enthalten.

### 1. Blätter nur an Langtrieben

*Picea* LINK, die Fichte, charakterisiert durch ihre dünnschuppigen Zapfen, die Blattform und die Holzanatomie, kann vielleicht schon in der unteren Kreide vorhanden gewesen sein, von wo Zapfen (Fig. 264d) und Zapfenschuppen sowie Holzreste von *Picea*-Struktur bekannt sind (s. COEMANS, Mém. Acad. roy. Belgique 1867, t. IV, Fig. 1; GOTHAN, Kongl. Svensk. Vet. Ak. Handl. Bd. 45, 8, 1910, p. 20). In der oberen Kreide sind besonders zu erwähnen *P. protopicea* VELENOFSKY, an der man schwerlich die *Picea*-Ähnlichkeit verkennen kann, und ebenso fehlt sie im Eozän z. B. Englands nicht. Im Tertiär treten Nadeln und Zapfen (Fig. 263) auf, die z. T. unserer heimischen *P. excelsa* und anderen Arten mehr ähnlich sehen; mit *Picea alpestris* übereinstimmende Zapfen- und Holzreste hat GLÜCK aus dem badischen Tertiär genauer beschrieben (Mitt. Bad. Geol. L.-A. 1902, S. 399). Eine alttertiäre Fichte, *P. Engleri*

<sup>1)</sup> SEWARD hat in Foss. plants IV allerdings m. E. einen zu weiten Sinn für *Pityostrobus* eingeführt, da er fast alle fossilen abietineenartigen Zapfen darin einbezieht, so daß auch unter den älteren Formen recht heterogene Elemente zusammenkommen.

CONWENTZ, steht der ostasiatischen *Picea ajanensis* nahe und war einer der Bernsteinbäume. Eine heute noch auf dem Balkan vorkommende Fichte (*Picea omorika*), wahrscheinlich ein Tertiärrelikt, hatte noch eine nahe Verwandte im sächsischen Präglazial (*P. omorikoides* WEBER). Die letzten beiden gehören zu der Gruppe der „tannenartigen“ Fichten.

*Abies*, die eigentlichen Tannen umfassend, durch die Blattform, den zerfallenden Zapfen und das Holz von *Picea* verschieden, ist fast nur durch Nadelreste bekannt, wie z. B. in der Braunkohlenformation, da ganze Zapfen kaum erhaltungsfähig sind. Die besonders in der unteren Kreide als *Abietites* (*A. Linki* RÖM.) z. B. auch in der deutschen Wealdkohle oft haufenweise auftretenden *Abies*-ähnlichen Blätter gehören nach SCHENK gar nicht hierher (Wealdenflora 1871, S. 40), wie die Epidermisstruktur lehrt. Unsere Edeltanne (*Abies pectinata*) kommt nach ENGELHARDT und KINKELIN (Senckenb. Abh., 1908, S. 216) schon im Pliozän vor (Frankfurt a. M.); ebendort wurden auch Zapfen der *Abies* nahe-



Fig. 263. *Picea excelsa*, unserer Fichte sehr ähnlicher Zapfen a. d. Miozän von Schönfließ bei Guben. Nach GELLHORN.

stehenden Gattung *Keteleeria* (jetzt 3 Arten in China) gefunden (*K. Löhri* ENG. u. KINK.).

*Pseudotsuga*, die Douglasfichte des nordwestlichen Nordamerika (eine Art in Japan), ist fossil ebenfalls angegeben worden; von den Angaben haben indes nur die nach anatomisch untersuchten Holzresten Bedeutung, nach denen sie im Tertiär sowohl im westlichen Nordamerika, ihrem Heimatgebiet, wie in Europa heimisch war, hier anscheinend auch eine Art vom Typus der *Ps. macrocarpa* MAYR (PRILL, Diss. Breslau, 1913, S. 44) mit Spiralverdickungen in den Quertracheiden. Nach ihrer heutigen Verbreitung darf man ja ihr Vorkommen im Tertiär bei uns erwarten.

*Tsuga*, die Schierlingstanne, in Nordamerika und Ostasien zuhause, ist aus dem gleichen Grunde als Mitglied unserer Tertiärflora in Anspruch zu nehmen, und z. B. *Tsuga europaea* MENZEL (Jahrb. Kgl. Preuß. Geol. L.-A. XXXIV, T. I, 1, S. 22, t. 3, 14) ist der authentische Beweis für ihr Vorhandensein im Miozän.

## 2. Blätter in Kurztrieben (selten Langtrieben)

Neben der Gattung *Pinus* s. str., der Kiefer oder Föhre, kommen hier die durch periodischen Laubwurf und vielnadelige Kurztriebe bemerkenswerten Gattungen *Larix* (Lärche), *Pseudolarix* (Goldlärche, nur Ostasien, fossil unbekannt) und *Cedrus* in Frage. Die Gattung *Pinus* ist zweifellos der modernste und jüngste Koniferentypus, obwohl die JEFFREYSche Schule in Nordamerika dies hinwegdisputieren möchte, worauf noch einzugehen sein wird. Wir beginnen mit den primitiveren Typen *Larix* und *Cedrus*.

Bei *Larix* sind die Blätter wie bei *Cedrus* schwer erhaltungsfähig; ihre Existenz ist indes im Tertiär durch Zapfen- und Holzfunde gewährleistet. So kam unsere *Larix decidua* im Pliozän selbst vor, und aus

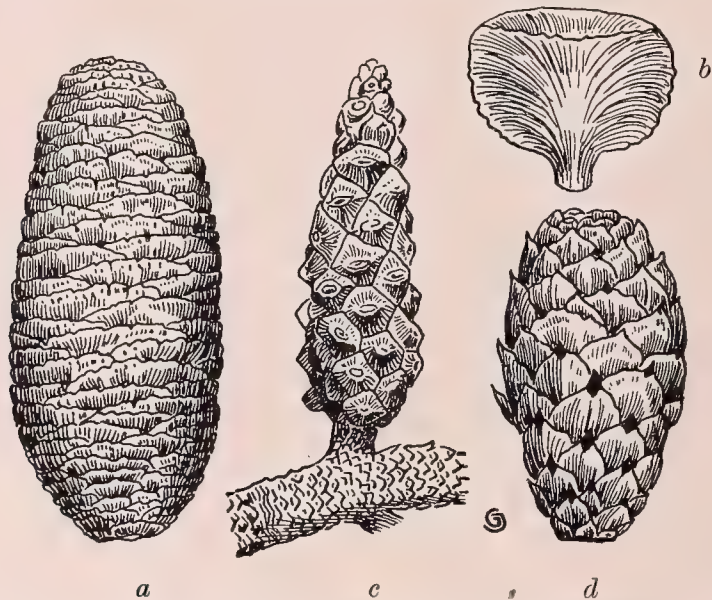


Fig. 264. *a* *Cedrostobus Corneti* COEM. sp. aus dem Weald Belgiens. *b* einzelne Schuppe davon ( $a \frac{3}{4}$ ), *c* *Pinus resurgens* SAPORTA (Sect. *Taeda*), Oligozän von Armissan (Frankr.), *d* *Pityostobus Heeri* COEM. sp., eigenartiger *Picea*-ähnlicher Typus aus dem Belgischen Weald. Nach COEMANS u. SAPORTA.

dem Miozän sind Holzreste mehrfach mit Recht dahin gestellt worden, z. B. vom Verf., dann von KRÄUSEL (Dissert. Breslau 1913, S. 25), wo näheres zu vergleichen ist. Im Miozän hat z. B. *L. sibirica fossilis* (LAUBY, Bull. Serv. Geol. 20, 1910) Zapfenreste hinterlassen.

*Cedrus*, die Zeder, scheint, wie man auch nach dem einfacheren Holzbau vermuten könnte, ein recht hohes Alter zu besitzen. Schon in der unteren Kreide treten Hölzer mit *Cedrus* vollständig entsprechender Holzstruktur auf (GOTHAN, Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 42, 10, S. 23; STOPES, Cretaceous flora II, 1915). Cedroide Zapfen (Fig. 264 *a*, *b*) sind aus der unteren Kreide schon lange bekannt (*Pinus Corneti* COEMANS, Mém. Ac. Roy. Belg. 1867, 23, T. IV, 3 u. a.); STOPES hat diese passend als *Cedrostobus* bezeichnet. Man wird aber, trotzdem SCHENK (Palaeophytol. S. 804) und SOLMS (Einleit. S. 56) diese mit *Cedrus* selbst vereinigen,

mangels näherer Kenntniss der inneren Struktur und der Samen aber doch in bezug auf eine Vereinigung mit *Cedrus* vorsichtig sein müssen, und in diesem Sinne soll auch *Cedrostrobus* STOPES verstanden sein. So ist es auch mit *Cedrus Leei* BERRY (Maryl. Geol. Surv. Low. Cret. 1911, T. 77, 4) aus der Kreide von Nordamerika. Im Tertiär sind *Cedrus*-Reste, wenngleich selten, so doch nachzuweisen; in Frankreich *Cedrus miocenica* LAUBY (a. a. O. S. 88) und die trotz des Fehlens von Abbildungen nach der Beschreibung kaum zweifelhafte miozäne *C. vivariensis* BOULAY (Bull. Soc. Bot. France, 34, 1887, S. 12), in Sibirien (zwischen Tomsk und Krasnojarsk) *C. Lopatini* HEER (Mém. Ac. Imp. Sci. St. Petersburg, 25, 6, 1878, S. 38, T. 9, Fig. 6—8); die Funde sind für das Verständnis der heutigen Verbreitung von *Cedrus* (Atlasgebirge, Syrien, Himalaya) von großem Interesse. Vor kurzem erkannte Verf. in tertiärem Kalktuff der Glatzer Gegend von MICHAEL aufgefundene Zapfenschuppen und Samen als einer *Cedrus*-Art angehörig, die ein weiteres Zeugnis für das Vorhandensein der Gattung auch im deutschen Tertiär darstellen. Über diesen wichtigen Fund wird später näheres zu veröffentlichen sein.

*Pinus* s. str., die Kiefer; charakterisiert durch Kurztriebe mit meist 2, 3 oder 5 (selten 1) Nadeln und durch die holzigen Zapfen mit vorn verbreiterten, mehr oder minder bewehrten Zapfenschuppen, ist die heute artenreichste Gattung; auch der Holzbau weist die meiste Komplikation unter den Koniferen auf. Trotzdem ist der Typus, wenn man nach Blatt- und besonders nach Zapfenresten allein urteilt, schon ein sehr alter (vergl. besonders FLICHE u. ZEILLER, Bull. Soc. géol. France, 1904, p. 804ff.). Nach den Zapfenresten zu urteilen, wäre schon in der unteren Kreide (Portland, eine Gliederung der Gattung in den heutigen ähnliche Sektionen erfolgt, wie Sect. *Pinaster* (*Pinus Fittoni* UNGER sp., *Pinus Sauvagei* FLICHE u. ZEILLER, beide ähnlich *P. Laricio*) und ? *Strobus* (*P. Coemansi* HEER). Auf jeden Fall dürfte die Sektionierung schon hier oder im oberen Jura begonnen haben, da in der späteren Kreide unsere heutigen Sektionen *Taeda*, *Strobus*, *Pinaster* (Fig. 264c u. 265) u. a. mit Sicherheit festgestellt sind. Ja, die Gliederung der Gattung scheint um diese Zeit eine größere als jetzt gewesen zu sein, da gewisse Gruppen auftreten, die nur als Bindeglieder zwischen heute isolierten Sektionen und Gattungen aufgefaßt werden können; von SCHIMPER (Traite II, p. 288) sind sie als Sect. *Strobo-Cembra* und *Cedro-Cembra* bezeichnet worden; *Pinus gibbosa* COEM. gehört der ersten Gruppe, *P. Heeri* COEMANS u. a. der zweiten Gruppe an, beide aus der unteren Kreide Belgiens.

Es ist andererseits aber zu bemerken, daß Hölzer von echter *Pinus*-Struktur in der unteren Kreide noch nicht bekannt sind, obwohl diese ja z. B. bei den Sect. *Pinaster* und *Strobus* außerordentlich leicht

kenntlich ist<sup>1)</sup>. Erst in der oberen Kreide stellen sich solche z. B. in *Pinus Nathorsti* CONWENTZ ein (Fossile Hölzer Schwedens, 1892), von der auch Zapfen bekannt sind. Ein häufiger Kreidetypus ist *P. Quenstedti* HEER, vielleicht zur Sekt. *Pinaster* gehörig (Oberkreide), in Zapfen und Blättern bekannt. Sollten sich einmal Beziehungen der piceoiden Hölzer, wie sie aus der unteren Kreide der Arktis und Englands bekannt sind, zu „*Pinus*“-Zapfen dieser Formation ergeben, so würde damit deren Zugehörigkeit zu *Pinus* s. str. in Frage gestellt sein. Im Tertiär sind *Pinus*-Zapfen und Nadeln so zahlreich beschrieben, daß es unmöglich ist, hier auch nur einen Teil davon zu nennen; sie gehören fast ausnahmslos den heute vorhandenen Sektionen an, soweit das Material eine Bestimmung erlaubt. Ja die besonders aus der Braunkohle bekannten Zapfen zeigen z. T. so außerordentliche Annäherung an lebende

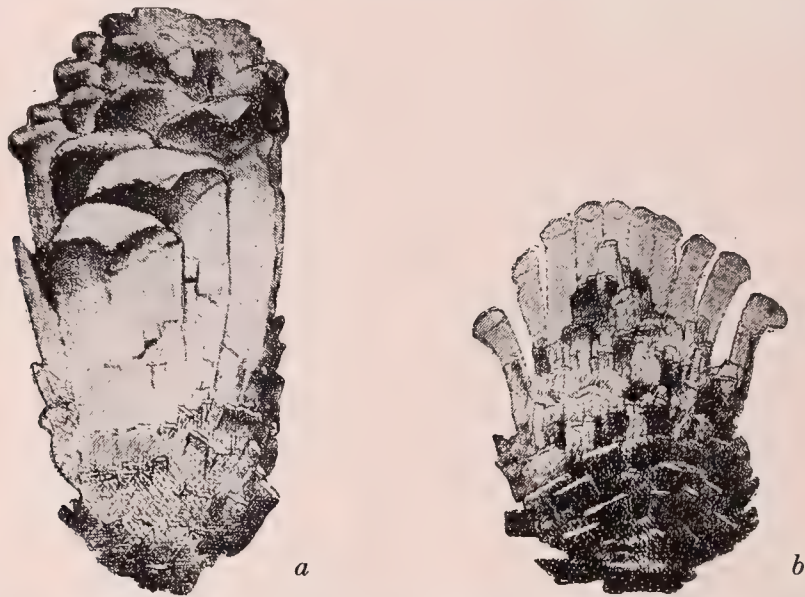


Fig. 265. *Pinus*-Zapfen der Sekt. *Pinaster* aus dem Miozän von Drossen. *a* ähnlich *Pinus Laricio*, *b* ähnlich *Pinus montana*. Nach GELLHORN.

Arten, wie *Pinus Laricio* (*P. L.-Thomasiana* HEER des Miozän), *Pinus silvestris*, *montana* u. a. (Fig. 265), daß die Unterscheidung von den lebenden schwierig wird. Auch Kurztriebe mit 2, 3 und 5 Nadeln<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Auch „*Pinites*“ *Ruffordi* SEW. (Journ. Linn. Soc. 32, 1896, S. 417), bei dem man wohl hieran denken könnte, kann nicht als eindeutig angesehen werden, obwohl die rundlichen Markstrahlbüpfel und die Form des Harzgangepithels mehr *Pinus*-artig sind; befremdend ist das anscheinende Fehlen von Quertracheiden in den Markstrahlen.

<sup>2)</sup> *Pinus*-artige Kurztriebe mit mehreren Blättern sind schon in älteren Formationen bekannt; so macht SEWARD (Foss. plants IV, S. 378) einen solchen Kurztrieb mit Pityophyllen aus dem Rhät-Lias von Schonen bekannt (s. auch S. 326 *Pityites Solmsi*), auch gibt JEFFREY bei seiner *Woodworthia* (Trias von Arizona) und *Araucariopitys* (s. hinten), die anatomisch untersuchte Stammreste darstellen, Kurztriebe an. Man weiß jedoch nicht, wie die Blätter ausgesehen haben; der Holzcharakter von *Woodw.* ist rein araucarioid, ihre systematische Stellung daher unsicher, der von *Araucariopitys* abietineenartig, wiewohl von JEFFREY als araucarioid genommen.



sind fossil bekannt, jedoch muß man vorsichtig sein, da leicht Nadeln fehlen können. Fast sämtliche heute in Ostasien und Nordamerika heimischen Sektionen waren im Tertiär auch in Europa zuhause, wo ihnen erst die Eiszeit den Garaus machte; nur Arten der Sekt. *Pinaster* haben sich bis heute erhalten, bis auf die als Tertiärrelikt aufzufassende *Pinus Peuce* (Sekt. *Strobus*) des Balkans, wo sich noch eine ganze Anzahl solcher Tertiärrelikte finden (vergl. hierzu, aber auch für die Tertiärkoniferen überhaupt MENZEL, Isis, 1900, S. 49 ff., S. 85 ff.).

Von fossilen Abietineen sind auch männliche Blüten bekannt. Diese sind aber naturgemäß überhaupt bei allen fossilen Koniferen selten. Am schönsten sind die im Bernstein eingeschlossenen (CONWENTZ, Monogr. balt. Bernsteinbäume 1890, S. 74 T. XVIII), die praktisch mit denen heutiger *Pinus*- und *Picea*-Arten identisch sind. Eine andere männliche *Pinus*-Blüte ist von HEER als „*Ophioglossum granulatum*“ aus der oberen Kreide angegeben worden, von der schon S. 69 die Rede war. Sonst findet man wohl in gewissen tonigen Gesteinen einzelne Pollenkörner von der charakteristischen Abietineenbeschaffenheit mit den 2 Luftsäcken, wie sie NATHORST aus dem Ton des Hörsandsteins (Schonen) herausgeschlämmt hat (S. 326). Ein solcher Pollen ist von SEWARD neuerdings aus mesozoischen Schichten der Antarktis angegeben worden (*Pityosporites antarcticus*, Antarct. foss. plants, 1914, S. 23, ?Trias); im letzteren Fall kann von Abietineennatur dieses Pollens kaum die Rede sein, zumal auch Podocarpeen ähnliche Pollenform zeigen. Bei dem Schonenschen Material ist die Abietineennatur aber nicht ausgeschlossen, da von dort auch abietineenartige Samen und Pityophyllen bekannt sind. In diluvialen Torfen usw. finden sich oft massenhaft Pollen von *Pinus silvestris*. Sonstige männliche Koniferenblüten werden passend mit dem Sammelnamen *Masculostrobus* SEWARD bezeichnet, während *Androstrobus* solche von cycadoiden Gymnospermen bezeichnet (S. 269). Als Beispiel eines solchen *Masculostrobus* sei *M. Zeilleri* SEWARD aus dem Kimmeridge (Trans. Roy. Soc. Edinb. 47, IV, 1911, S. 687) erwähnt.

Einige Worte seien noch den Bernsteinbäumen gewidmet, die ja für Deutschland als das Hauptbernsteinland ein besonderes Interesse haben (CONWENTZ, Monogr. d. balt. Bernsteinb. 1890). Der Bernstein (Succinit) ist das Harz alttertiärer Koniferen, deren Holz-, Nadel- und Blütenreste (letztere als „Bernsteineinschlüsse“) mit dem Bernstein zusammen vorkommen. GÖPPERT hatte früher auf Grund des Holzes mehrere Bernsteinkoniferen unterschieden, die aber von CONWENTZ auf Grund sehr genauer Untersuchungen des Holzkörpers in eine Art: *Pinus succinifera* CONWENTZ, zusammengetan wurden, wobei er die Annäherung an *Pinus* s. str. (a. a. O. S. 79) hervorhob, aber auch die Fichte (*Picea*) nicht ausschließen wollte. Neuerdings hat man versucht,

nachzuweisen (GOTHAN, Jahrb. Kgl. Preuß. Geol. L.-A. XXX, I, 3, 1909, S. 523ff.), daß es sich in dem Holz der Bernsteinkoniferen — sofern dies zu einer Art gehört — um eine echte Kiefer der Sektio *Parrya* oder *Balfouria* handeln wird, die heute meist in Nordamerika (einige auch in Asien) zuhause sind. Von den Nadeln, die im Bernstein vorkommen, wird *Pinus silvatica* GÖPP. und MENGE von CONWENTZ selbst zu dieser Sektion gerechnet; daneben kommen — außer der oben erwähnten *Picea Engleri* (S. 326) — noch Nadeln vor, die zu Sekt. *Pinaster* und *Cembra* Beziehungen haben; Holz dieser beiden Sektionen ist aber unter dem Bernsteinholz nicht bekannt. Holz der Sektio *Parrya* *Balfouria* kommt auch sonst bei uns im Tertiär vor (GOTHAN, a. a. O.).

Von dem Zustande der Bernsteinurwälder hat CONWENTZ a. a. O. ein eingehend begründetes und lebhaftes Bild entworfen, das sehr lesenswert ist (a. a. O. S. 145). Vermöge des Mangels jeglichen forstlichen Schutzes in den Urwäldern waren die Bäume den Angriffen ihrer Feinde schutzlos preisgegeben, unter denen neben Tieren und elementaren Ereignissen die Pilze die schlimmsten waren und ja noch heute sind; ihre zersetzende Tätigkeit beobachtet man daher auf Schritt und Tritt an den Bernsteinbäumen wie auch sonst an fossilen Koniferen, und CONWENTZ hat diese Erscheinungen in unübertrefflicher Weise geschildert. Jedenfalls befand sich der größte Teil der Bäume in stark pathologischem Zustand, der zu reichlichem Harzerguß führte<sup>1)</sup>; dieser tritt in den mannigfachsten Formen zutage, die in der Bernsteintechnik besondere Namen bekommen haben. Das Harz wurde in der Rinde und im Holz in den als „Harzgänge“ bezeichneten, auch heute als Harzerzeuger wirkenden Zellenkomplexen erzeugt; bei dem pathologischen Zustand der Bäume wurden sehr oft neben den normalen („schizogenen“) auch anormale (lysigene Gänge und Parenchymzonen) Harzgänge zu Hilfe genommen.

Daß sich der Bernstein auf sekundärer Lagerstätte befindet, ist bekannt, er dürfte also älter als oligozän sein. Auch anderwärts (Nordamerika, Rumänien) finden sich bernsteinartige fossile Harze; ebenso sind in der Braunkohle verschiedene Harze bekannt geworden, die viele Namen bekommen haben; die bald fein verteilten, bald in größeren Stücken auftretenden Harzmengen der Braunkohle (Schwelkohle) bezeichnet man wohl mit dem Sammelnamen Retinit. Der Bernstein ist für die Paläobotanik auch wichtig wegen der bis in die feinsten Details erhaltenen Hohlformen der Pflanzeneinschlüsse darin, unter denen sich auch Blüten befinden. CONWENTZ hat diese zum Gegenstand näherer Untersuchungen gemacht (Angiospermen des Bernsteins, Danzig 1886);

<sup>1)</sup> Das Harz ist ja für die Bäume Wundverschlußmittel und sie sind z. T. in der Lage, je nach Bedarf die harzabscheidenden Organe (Harzgänge) zu vermehren.

sie gehören zu den wichtigsten Dokumenten der Alt-Tertiärflora, da sie eine zuverlässigere Bestimmung zulassen als die meisten Blattabdrücke der tertiären Angiospermen (s. dort).

#### Ausgestorbene fossile Abietineen und zweifelhafte Gattungen

Ein merkwürdiger von SAPORTA aus dem Oligozän von Armissau (Narbonne) beschriebener Zapfen sei hier zunächst erwähnt, bei dem lange aus dem Zapfen herausragende Deckschuppen mit gefranstem Rand zu beobachten sind, so daß man an *Pseudotsuga*- oder *Abies*-Arten erinnert wird. Die Samenzahl und Näheres ist jedoch nicht bekannt (*Entomolepis* SAPORTA).

Recht eigenartig sind, wie so manche anderen Koniferen Typen der böhmischen Kreideformation, die als *Plutonia* VELENOFSKY bezeichneten Zapfen (Fig. 256 a, b), zu denen Zweige wie in der Abbildung gerechnet werden. Die Gattung erinnert an *Tsuga*- oder kleine *Strobus*-Zapfen, dürfte aber in ihrer Stellung nicht sicher sein.

Noch weniger kann man dies von *Schizolepis* BRAUN behaupten, obwohl die von NATHORST und SCHENK dazu gerechneten langnadeligen

Kurztriebe wohl dazu gehören werden (Fig. 266). Die Gattung zeigt langgestreckte schmale

Zapfen, deren zweisamige Zapfenschuppen die abgebildete Form haben. Es ist indes eine Gliederung der Zapfenschuppen

in Frucht- und Deckschuppe

nicht bemerkbar, und man hat die Zapfen auch mit denen von Voltzieen verglichen, wo man ja bei *Leptostrobus* (S. 322) langnadelige Kurztriebe vorhanden glaubt. Die Gattung ist im Rhät-Lias verbreitet. ANTEVS hat (Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 59, 8, S. 51) kürzlich aber eine Art mit dreilappigen und -samigen Zapfenschuppen bekannt gemacht, womit die ganze Stellung noch unklarer wird. Ein schöner vollständiger Zapfen ist von KRYSOFOWITSCH (Mém. Soc. Imp. Russ. Miner. 2. sér., 1915, S. 95, T. 6) mitgeteilt worden.

Über die als *Pinites* GÖPPERT oder besser mit besonderen Namen wie *Pityophyllum*, *Pityocladus*, *Pityospermum*, *Pityites* usw. bezeichneten älteren Formen abietoiden Charakters ist schon S. 326 das Nötige gesagt worden.

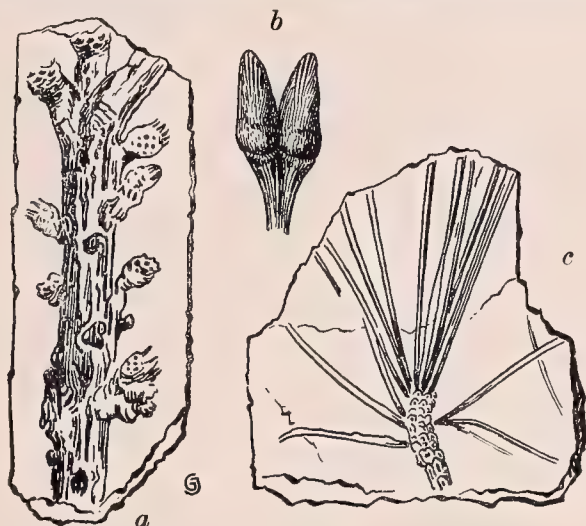


Fig. 266. *Schizolepis Brauni* SCHENK, Rhät-Lias von Franken. a) Zweigstück mit Kurztriebstümpfen, b) einzelne Zapfenschuppe, c) Kurztrieb mit Blättern. Nach SCHENK.

Koniferen ganz zweifelhafter Verwandtschaft und Sammelgattungen für beblätterte Koniferenzweige

*Cyparissidium* HEER nennt man eigentümliche zapfentragende kurzblättrige Zweige wie Fig. 267 *a*, die sich namentlich in der Kreide aber auch schon im Rhät (Schonen) finden. Ob eine Verwandtschaft mit Taxodineen besteht, an die SCHENK u. a. gedacht haben, ist zweifelhaft, zumal HEER aus Grönland eine einsamige Zapfenschuppe angegeben hat (Fl. foss. arct. 3, 2, S. 76, 1875).

Dieselben Zweifel sind auch bei der vor allem für den Weald charakteristischen häufigen Gattung *Sphenolepidium* HEER angebracht (Fig. 267 *b, c*), mit einer kleinen *Pagiophyllum*-Beblätterung, ähnlich *Cheirolepis* (S. 322), aber mit unbekanntem Einzelheiten der Zapfchen.



Fig. 267. *a* *Cyparissidium gracile* HEER, Unt. Kreide von Grönland. *b, c* *Sphenolepidium Kurrianum* SCHENK, Wealden, Deutschland. *d* *Pagiophyllum peregrinum* LINDL. u. HUTTON sp., Lias von Lyme Regis, England. Nach HEER, SCHENK, SEWARD.

Es gibt noch eine Anzahl anderer solcher Koniferengattungen, doch würde es zu weit führen, hier weiter darauf einzugehen; wir wenden uns jetzt den Sammelgattungen zu, die sich wesentlich auf Blattreste gründen.

*Ullmannia* GÖPP. (Fig. 268). Ein im Zechstein sehr häufiger Typus, durch mehr oder minder kurzzungenförmige, bis lang parallelrandige, dicht gedrängte, spiralig stehende Blätter charakterisiert. Ob eine homogene Gattung vorliegt, ist ganz unsicher, da die Zapfenstruktur nicht bekannt ist. Die schuppenblättrigen Formen sind unter dem Namen „Frankenberger Kornähren“ u. dergl. den Bergleuten lange bekannt; auch die Formen mit längeren Blättern sind mit Kornähren ver-

glichen worden (*U. frumentaria* GÖPPERT). Das Holz dieser Gewächse hatte araucaroiden Bau, was indes über die Verwandtschaft mit den Araucarien zunächst nichts besagt (s. S. 247). Die besten Untersuchungen über *Ullmannia* stammen von SOLMS (Palaeontol. Abh. Dam. und Kayser II, 2, 1884), der auch die Nadeln z. T. noch anatomisch untersuchen konnte; neuerdings hat man ihnen auch mit dem Mazerationsverfahren beikommen können (GOTHAN und NAGEL, Glückauf 1920, S. 105). Ullmannien sind da, wo Kupferschieferflore vorhanden sind, häufig, in Deutschland also im Mansfeldischen, Hessischen (Riechelsdorf und Frankenberg), bei Ilmenau, Gera (Thür.); außerhalb Deutschlands im Grödener Sandstein (Bozen), in Ungarn (Fünfkirchen), in England (selten), Rußland (Kupfersandstein) und Polen (Kielce).



Fig. 268. a Zweig von *Ullmannia Bronni* GÖPP. aus dem Kupferschiefer von Frankenberg („Frankenberger Kornähren“), b desgl. (vergr.) aus dem mittl. Rotl. von Friedrichsroda (Thür.). Nach ULLMANN u. POTONIE.

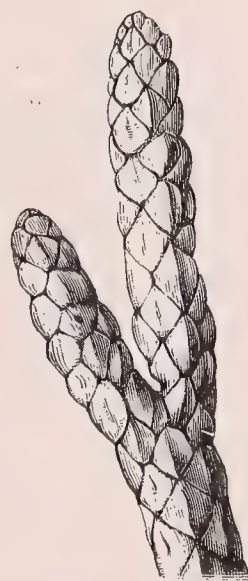


Fig. 269. *Brachyphyllum nepos* SAP. aus dem Weiß-Jura von Cirin (Frankreich). Nach SAPORTA.

2. *Pagiophyllum* HEER. Blätter dick, dreieckig, sichelförmig gekrümmt, abstehend. Mit diesem Namen bezeichnet man Blätter speziell der Jura- und Kreideformation, als deren Typus *P. peregrinum* L. und H. sp. des Lias gelten kann (Fig. 267 d), den kurzblättrigen Ullmannien sehr ähnlich. Liegen diese den Zweigen dichter an, so resultieren Übergangsformen zu dem Typus

3. *Brachyphyllum* BRONGN. (Fig. 269), das besonders für den oberen Jura und untere Kreide bemerkenswert ist. Die *Brachyphyllum* genannten Sprosse tragen kurze, schuppenförmige, stumpfe, mosaikartig aneinanderstoßende Blätter, die auf der Fläche ihrer nach außen hingewendeten Unterseite z. T. eine buckelige Erhöhung besitzen. Hier

kann auch noch einmal *Protodammara* HOLLICK und JEFFREY erwähnt werden, von der schon S. 312 die Rede war.

*Cyclopitys* SCHMALHAUSEN war schon vorn bei *Sciadopitys* erwähnt worden (S. 319). Außer der permocarbonischen *Cyclopitys* von Kuznezki, die ZEILLER für *Annularia* hält, sind aus dem amerikanischen Jura (Oregon) *Annularia* ähnliche Reste und aus dem unteren Gondwana von Bengalen von FEISTMANTEL Blattquirle mit gegabelten Blättern hierhergezogen worden. Die ganze „Gattung“ ist demnach so unklar, daß sich eine weitere Erörterung erübrigt.

*Elatides* HEER (vgl. NATHORST, Kgl. Sv. Ak. Hdl. 30, 1, 1897, S. 34). Die vorliegende, meist enger an die Araucarien angeschlossene Hilfs-gattung (SCHENK, Palaeophytol. S. 334) wurde von HEER ursprünglich auf einige eiförmig-zyllindrische Zapfen gegründet, mit lederigen Schuppen, die vorn zugespitzt sind und sich ziegelartig decken. Dazu gehören Zweige mit spiralg gestellten, dünnen, etwas gekrümmten Nadeln; diese Zweige sehen recht *Araucaria*-ähnlich aus, etwa wie die von *A. excelsa*; ob jedoch eine wirkliche Zugehörigkeit zu dieser Gruppe in Frage kommt, bleibt noch zu erweisen. *Elatides*-Formen sind im Rhät-Jura, besonders aber in der unteren Kreide verbreitet (*E. curvifolia* DUNKER sp. auch im deutschen Weald).

*Elatocladus* HALLE (Mesoz. Flora of Grahamland, 1913, S. 82). Mit diesem Sammelgenus bezeichnet HALLE sehr passend sterile Koniferenzweige mit an den Zweigen ringsherum oder mehr zweiseitig stehenden Nadeln, besonders mit flachen Nadeln (die Zweige können auch heterophyll sein), die sich mangels weiterer Charakteristika nicht in andere besonders gekennzeichnete fossile Koniferentypen einpassen lassen. Vieles, was früher, teils aus Verlegenheit, teils aus Voreiligkeit in „Gattungen“ wie *Taxites*, *Palissya*, *Pagiophyllum*, *Sequoia* usw. hineingebracht wurde, obwohl nur eine äußerliche Ähnlichkeit der sterilen Zweige vorlag, findet bei *Elatocladus* einen Platz, wobei also die nähere Verwandtschaft nicht beantwortet werden kann. Besonders mit mesozoischen Formen ist man oft in großer Verlegenheit betr. der Bezeichnung, und *Elatocladus* bietet hier einen guten Ausweg. Das geologische Vorkommen kann bei dieser Sachlage nicht genauer angegeben werden; man wird außer bei mesozoischen Formen auch bei tertiären noch mit Vorteil von der „Gattung“ Gebrauch machen können.

### Fossile Coniferenhölzer.

Fast in allen Formationen vom Oberdevon an finden sich Stücke von Holzresten, fast immer entrindet, die sich bei näherer Untersuchung als „echt versteinert“ (strukturbietend) erweisen und daher mikroskopischer Untersuchung in Dünnschliffen nach zugänglich sind. Je nach

Güte der Erhaltung lassen sich oft eine Menge Details gewinnen, die zur Bestimmung der Verwandtschaft oft mit großem Glück verwendet worden sind. Schon WITHAM OF LARTINGTON hatte mit solchen Untersuchungen (1831, 1833) begonnen und später bemächtigte sich besonders GÖPPERT, darnach KRAUS, A. SCHENK und Schüler von ihm der Sache. In jüngerer Zeit hat GOTHAN viele Irrtümer der älteren Autoren, die Systematik der Holzreste betreffend, berichtigt und das System weiter ausgebaut (s. Literaturverzeichnis). Das Studium dieser Hölzer ist schwierig, insbesondere weil es ein eingehendes Spezialstudium der lebenden Coniferenhölzer voraussetzt, über die GÖPPERT schon 1841 eine Schrift veröffentlichte (*De conifer. structura anatomica*). Die guten Ratschläge, die die älteren Autoren anderen in der Aufstellung von

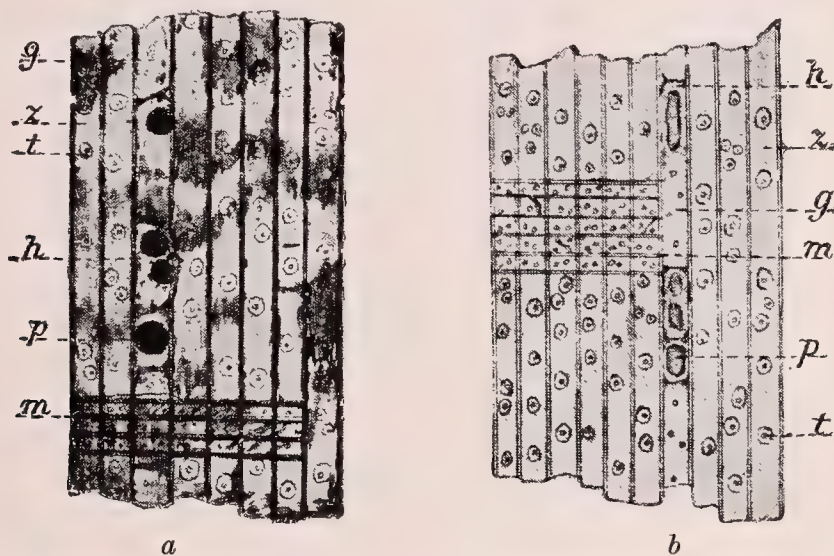


Fig. 270. *a* Radialschnitt eines Holzes vom *Cupressinoxylon*-Typus aus der miozänen Braunkohle der Mark Brandenburg. *t* behöftete Tüpfel, *z* Tracheiden (Hydrostereiden), *m* Markstrahl mit kleinen einfachen Tüpfeln, *gh* Holzparenchym mit Harztropfen darin (*p*). *b* rezentes Cupressineenholz zum Vergleich mit gleichen Bezeichnungen. Vergr.

„Gattungen“ und „Arten“ auf Grund der Hölzer erteilt, haben sie selber leider oft am wenigsten befolgt, und so gibt es eine große Menge von Artnamen fossiler Coniferenhölzer, die einer auch nur oberflächlichen Kritik nicht standhalten. Bei der Einförmigkeit des Baues der Coniferenhölzer umfassen nur sehr wenige anatomisch charakterisierte Typen einzelne Gattungen oder gar Arten, die meisten sind Sammeltypen, die einen größeren Komplex lebender bzw. fossiler Arten umgreifen. Wir können im folgenden aus Raumangel nur einiges Prinzipielle dieses Kapitels mitteilen<sup>1)</sup>. Man unterscheidet zunächst zwei Hauptgruppen:

1. Hölzer mit araucarioider Hoftüpfelung (d. h. Hoftüpfel dicht gedrängt), bei Mehrreihigkeit alternierend (S. 216, Fig. 200). Heute

<sup>1)</sup> Für die landläufigen botanischen Ausdrücke und die Kenntnis des Coniferenholzbaues im allgemeinen muß auf die Lehrbücher der Botanik verwiesen werden.

nur bei den Araucarien vertreten, im Palaeozoikum bei allen Coniferen (oder fast allen Gymnospermen), noch bis weit ins Mesozoikum hinein offenbar verschiedenen Coniferenfamilien eigentümlich.

2. Hölzer mit „moderner“ Hoftüpfelung (S. 216), d. h. Hoftüpfel rund,  $\perp$  getrennt, wenn mehrreihig,  $\perp$  gegenständig. Bei allen anderen Coniferen, im Mesozoikum zuerst auftretend; hier finden sich auch Mischtypen als Übergang zwischen 1 und 2.

Die Grundzüge des Systems gestalten sich nun folgendermaßen:

- A. Hoftüpfel araucarioid<sup>1</sup>). *Dadoxylon* ENDL. (*Araucarioxylon* KRAUS, *Cordaioxylon* GR. EURY usw.).  
 B. Hoftüpfelung modern, seltener im Mesozoikum Mischtypus.

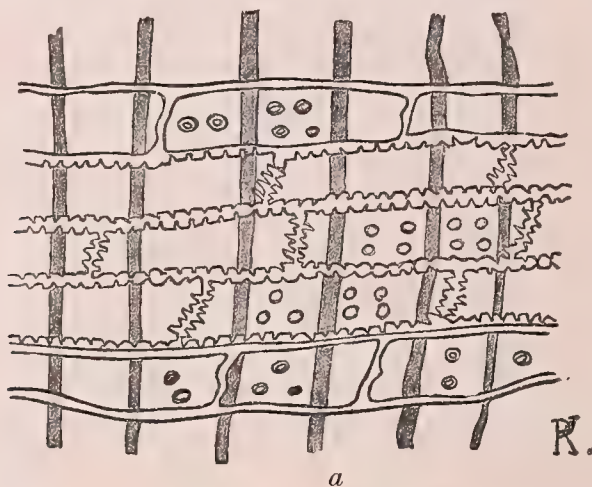


Fig. 271. *Piceoxylon laricinum* KRÄUSEL. a Markstrahlbild im Radialschnitt. Obere und untere Reihe der Markstrahlzellen als Quertracheiden ausgebildet, an den behöfteten Tüpfeln kenntlich. Mittlere 3 Reihen parenchymatisch mit charakteristischer knotig-löcheriger Verdickung der Horizontal- und Vertikalwände („Abietineentüpfelung“). Zusammengesetzte Markstrahlen mit Harzgang, dessen umgebenden Zellen (Epithelzellen) dickwandig sind (Tangentialschnitt), wie Fig. 272h. Schles. Miozän (Gleiwitz). Nach KRÄUSEL.

- I. Alle Tracheiden mit Spiralverdickung (nicht zu verwechseln mit Sp.-streifung, s. GOTHAN 1905) *Taxoxylon* UNGER.  
 II. Spiralverdickung fehlend (nur bei einigen Harzgang führenden Abietineen manchmal eine ähnliche Struktur).  
 a) Abietineentüpfelung<sup>2</sup>) vorhanden, nur bei den *Pinus*-Arten mit großen Markstrahlertüpfeln (Eiporen) fehlend.

<sup>1</sup>) Im Palaeozoikum treten hier eine Anzahl araucarioider Holzkörper auf, die sich durch gewisse Merkmale, besonders centripetales Xylem oder marktändige Leitbündel auszeichnen; dies sind nach allgemeiner Annahme keine Coniferen, auch nicht Cordaiten, sondern Pteridospermen oder noch andere Typen (s. S. 142).

<sup>2</sup>) Hiermit wird die knotig-löcherige Verdickung der rein parenchymatischen Markstrahlzellen der meisten Abietineen bezeichnet (s. Fig. 271, 272).



1. Harzgänge normalerweise<sup>1)</sup> nur vertikal, sonst wie das folgende *Protopiceoxylon* GOTHAN (untere Kreide).
2. Horizontale und vertikale Harzgänge vorhanden (*Pityoxylon* KRAUS.
  - a) Harzgangepithel dickwandig usw., Quertracheiden vorhanden (vgl. Fig. 271). *Piceoxylon* GOTHAN (umfaßt heute *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga*, seit der untersten Kreide).
  - β) Harzgangepithel dünnwandig, Quertracheiden oft „zackig“ verdickt (Fig. 273). *Pinuxylon* GOTH. (*Pinus* s. str.) seit der Oberkreide.

j



j

h

Fig. 272. Querschnitt durch das Holz Fig. 271, mit einem Markstrahl (*m-m*), Jahresringgrenze (*j-j*) und einem Harzgang (über *h*). Die löcherige Tüpfelung des Markstrahls entspricht den Verdickungen der Horizontalen Markstrahlwände in Fig. 271 („Abietineentüpfelung“). Nach KRÄUSEL.

3. Harzgänge normalerweise fehlend, oder nur infolge von Wundreiz auftretend; Quertracheiden zuweilen vorhanden, Harzparenchym bei gewissen Typen am Ende des Jahresrings. *Cedroxylon* KRAUS.
  - b) Abietineentüpfelung fehlend, also Markstrahlwände glatt oder fast glatt. *Cupressinoxylon* GÖPPERT (vgl. Fig. 270) ex p., *Glyptostroboxylon* CONW. erw., *Taxodioxylon* GOTHAN, *Podocarboxylon* GOTHAN, *Phyllocladoxylon* GOTHAN, auf deren ziemlich komplizierte Unterschiede hier nicht eingegangen werden kann (vergl. GOTHAN, Anatom. leb. u.

<sup>1)</sup> Anormalerweise bilden (bei Wundreiz usw.) auch sonst ganz harzgangfreie Hölzer oft Harzgänge, wie *Sequoia*, *Cedrus*, *Abies*.

foss. Gymnosp.-Hölzer, 1905, und andere Arbeiten des Verf.s). Von STÖPES und SEWARD sind einige wenig wesentliche Modifikationen an dem obigen System vorgenommen worden, auf die wir hier verzichten können.

Was das geologische Vorkommen der obigen Holztypen anlangt, so kommt *Dadoxylon* (Araucarienstruktur) seit dem Palaeozoikum vor; im oberen Jura und besonders häufig in der unteren Kreide finden sich Hölzer, die oft den araucarioiden und modernen Tüpfelungstypus kombiniert zeigen; von JEFFREY und seiner Schule werden diese zu den Araucarien gerechnet, offenbar mit Unrecht, worauf nachher noch kurz einzugehen sein wird. Die araucarioiden Hölzer der älteren Formationen gehörten den verschiedensten Gymnospermengruppen an, und es ist dort

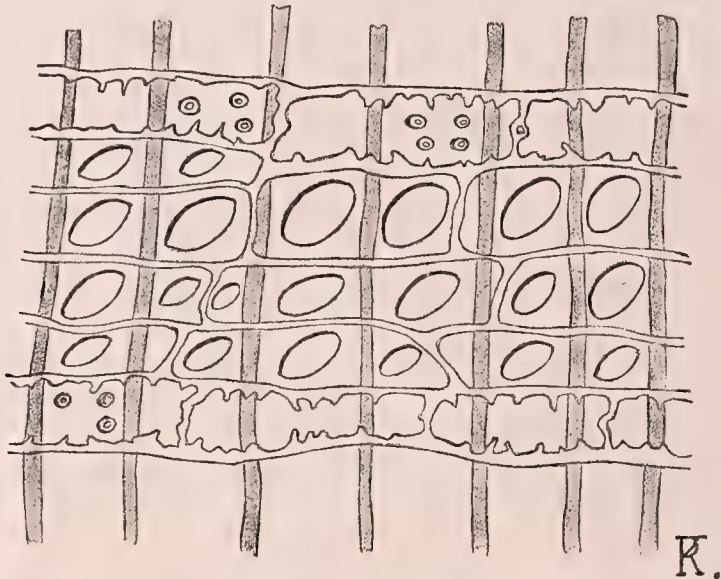


Fig. 273. *Pinuxylon Paxii* KRÄUSEL. Markstrahlbild einer *Pinus*-Art der Sekt. *Pinaster*. Unten und oben zackig verdickte Quertracheiden; vgl. Fig. 271. Die parenchymatischen Zellen in der Mitte mit großen unbehöfteten Tüpfeln („Eiporen“). Miozän Schlesien (Saarau). Nach KRÄUSEL.

falsch, aus der Tüpfelung allein die Verwandtschaft mit Araucarien herzuleiten, die diese Tüpfelung heute allerdings noch allein haben; z. B. die Cordaiten, Walchien und Voltzieen hatten dieses Holz. *Taxoxylon*, heute noch bei drei naheverwandten Taxaceen vertreten, ist im Tertiär noch in keinem sicheren Stück bekannt, aber noch zu erwarten; im Diluvium sind *Taxus*-(Eiben-)Hölzer nicht selten, *Taxus baccata* angehörig.

Der heute ausgestorbene *Protopiceoxylon*-Typus ist in der unteren Kreide zahlreicher vertreten gewesen (bisher namentlich in der Arktis, auch in England).

*Piceoxylon* ist seit der unteren Kreide bekannt, *Pinuxylon* seit der oberen Kreide; mit den als *Pinus* s. str. bezeichneten Zapfen der Unterkreide (s. S. 329) hat sich also merkwürdigerweise noch kein Holz von *Pinus* s. str. gefunden, und vielleicht erlebt man hier noch einmal

Überraschungen (S. 330). Viele Autoren benutzen statt der beiden genannten Namen den beide umfassenden *Pityoxylon* KRAUS.

*Cedroxylon* dürfte im obigen Sinne auch kaum älter bekannt sein (aus dem oberen Jura, s. SEWARD, Foss. plants fr. Cromarty etc. 1913, p. 883). Bei diesem Typus wurde speziell die „gemischte“ Hoftüpfelung gefunden (GOTHAN, Foss. Hölz. König-Karls-Land, 1907, S. 26).

*Cupressinoxyla*, *Glyptostroboxyla* und *Taxodioxyla*, letztere gewissen Taxodien angehörig, sind im Tertiär als Braunkohlenhölzer gemein, auch Podocarpeenhölzer (*Podocarpoxylo*) kommen hier vor, während *Phyllocladoxyla* schon im Jura angegeben werden; auch im Tertiär Australiens, der Heimat von manchen *Phyllocladus*-Arten, kommen sie vor. Der Name stellt sonst wie die übrigen einen Sammeltypus dar, ist also nicht als *Phyllocladus*-Holz zu verstehen. Ob die älteren *Phyllocladoxyla* überhaupt Taxaceen waren, erscheint unsicher.

Außer diesen Typen treten fossil noch einige Formen auf, die keine Analoga in der rezenten Coniferenflora haben, wie *Xenoxylon* (meist Jura) mit großen, quere breiten abgeplatteten Hoftüpfeln und großen Eiporen als Markstrahl-tüpfeln und andere. Eine sehr gute kritische Zusammenstellung über fossile Coniferenhölzer hat kürzlich KRÄUSEL (Palaeontogr. 62, 1919) geboten.

Anschließend an die fossilen Coniferenhölzer sollen noch kurz einige strukturbietende Coniferenzweige und dergl. behandelt werden, die man sowohl vom Äußern als auch der Struktur nach kennt; von diesen ist vorne schon *Protodammara* erwähnt worden. Diese stammt aus den Ablagerungen der oberen Kreide von Kreischerville (Staten-Island, New York), von wo HOLLICK und JEFFREY eine ganze Reihe interessanter derartiger Objekte beschrieben haben (vgl. besonders Mem. New York Bot. Garden Vol. III, 1909). Leider hat an diese die JEFFREYSche Schule allerhand Folgerungen geknüpft, mit denen man sich unmöglich identifizieren kann. Wir erwähnen nur die folgenden:

*Prepinus* JEFFREY. Kurztriebe mit zahlreichen Nadeln, die spiralig stehen; sie erinnern vielleicht an Formen wie *Pinites Solmsi* SEWARD (S. 330).

*Androvettia* HOLLICK u. JEFFREY. Sehr eigentümliche, an *Thinnfeldia* oder *Phyllocladus* erinnernde Zweige, deren zentraler Holzkörper „gemischte Hoftüpfel“ zeigt; die Autoren halten die Gattung für Araucarieen wie die folgenden, schwerlich mit Recht.

*Raritania* H. u. JEFFREY. Dünne Zweige mit halb dichotomer Verzweigung, sehr kleinen spiralig verteilten Blättern, daher äußerlich *Psilotum* ähnlich. Hoftüpfelung im Holz ebenfalls gemischt. Die Autoren ziehen auch verschiedene als *Geinitzia*, *Eugeinitzia* usw. bezeichneten Reste zu den Araucarieen, darunter auch die Kreide-*Sequoia*, *S. Reichenbachi* GEIN. sp.; ob die Identifikation ihrer Zweiglein aber

sicher ist, scheint noch fraglich. Hier nennen wir noch das aus der Oberkreide Japans (Hokkaido) stammende Genus *Yezonia* STOPES und FUJII (Phil. Trans. Roy. Soc. B, 201, 1910), in dort vorkommenden Knollen strukturbietend erhalten. Stamm mit Sekundärholz von wechselnd dünn-, bald dickwandigen Zellen, meist exzentrisch gewachsen. Hoftüpfelung modern. Die Verwandtschaft ist unklar, auffallend noch das große Mark. Blätter ganz kurz, zerstreut, angedrückt. Sollte — wofür aber der Beweis fehlt — der als *Yezostrobus* (a. a. O.) beschriebene Zapfen mit einsamigen Schuppen (Samen cycadeenähnlich) dazu gehören, so läge ein eigener Koniferentypus vor.

*Araucariopitys* JEFFREY (Bot. Gaz. 1907, 44, S. 435), aus der oberen Kreide von Kreischerville (s. oben), ist wieder eine von den „Araucarien“ JEFFREYS mit Abietineencharakter, ein Holz mit halbaraucarioider, halb moderner Hoftüpfelung, bei dem auch durch Wundreiz erzeugte Harzgänge beobachtet sind; die Markstrahlen mit Abietineentüpfelung. Nach meiner Ansicht muß es als *Cedroxylon* mit gemischter Hoftüpfelung angesprochen werden, wie es S. 330 erwähnt wurde. JEFFREY nimmt einen Zusammenhang mit *Czekanowskia*-Blättern an, was wohl kaum annehmbar ist.

Betr. die Phylogenie der Koniferen sind die meisten Autoren der Ansicht, daß in den Araucarien die älteste und primitivste Gruppe der Koniferen vorliegt, in den Abietineen die jüngste oder jedenfalls eine jüngere Gruppe, die ja auch heute noch am zahlreichsten vertreten und vielleicht in Fortentwicklung (*Pinus*) begriffen ist. Dies spricht sich auch besonders in der Holzanatomie aus, indem sich unter den Abietineen diejenigen Formen befinden, die durch den Besitz von Harzgängen im Holz — zwischen den vertikal verlaufenden Tracheiden (Hydrostereiden) und in den Markstrahlen — und von Quertracheiden, besonderen wasserleitenden Zellen in den Markstrahlen, den kompliziertesten Holzbau zeigen. Der paläontologische Befund deutet im gleichen Sinne, da schon die Walchien des Rotliegenden u. a. Verwandtschaft mit den Araucarien zeigen (S. 312), während die Abietineen, wenn nicht etwa die vorn S. 326 berührten Reste aus dem Rhät schon dazu gehören, erst im Jura auftauchen, hier aber noch Seltenheiten bleiben. JEFFREY und seine Schule haben dagegen den umgekehrten Standpunkt vertreten, der wesentlich mit holzanatomischen Gründen belegt wurde. JEFFREY fand in Zapfenachsen, in den Primärteilen des Holzes Charaktere, die er als primitive in Anspruch nahm und die er im Sinne des „biogenetischen Grundgesetzes“ in seiner Art auswertete. Während GOTHAN die „Abietineentüpfelung“ (S. 338) als charakteristisch für die Abietineengruppe ansah, leugnet JEFFREY ihren Wert. Für ihn ist die „arau-

carioide“ Hoftüpfelung, die bei jurassischen und altkretazischen Hölzern mit der Abietineentüpfelung „kombiniert“ auftritt (GOTHAN, Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. 45, 8, 1910, S. 31; JEFFREY, Proc. Amer. Ac. Arts and Sci. 48, 13, S. 531), für araucarioide Verwandtschaft beweisend, und außerdem hat er mit GERRY als Diagnosticum für die Araucarieenverwandtschaft das Fehlen der „Sanioschen Streifen“ (rims of Sanio, von JEFFREYS Schule meist fälschlich „bars“ of Sanio genannt) eingeführt, offenbar in maßloser Überschätzung dieses Merkmals, das sich bei fossilen Hölzern oft auch nicht erhalten wird.

Wir können hier nicht näher auf die Deduktionen der JEFFREYschen Schule eingehen und verweisen für ein näheres Studium auf KRÄUSEL (Paläontogr. 1919, Bd. 62) und GOTHAN (a. a. O. 1907 u. 1910).

JEFFREY kommt schließlich zu Absurditäten, indem er Quertracheiden und Harzgänge für primitive Charaktere erklärt; er führte ursprünglich auch dafür paläontologische Unterlagen ins Feld, ein Harzgänge zeigendes Holz aus dem „Waldenburger Karbon“ (*Pinites Conwentzianus* GÖPP.), das als auf einer Halde gefunden auch aus jeder andern Formation stammen kann, und ein „*Pityoxylon*“ *chasense* aus dem Perm von Kansas, das von THOMSON (Bot. Gaz. 53, 1912, S. 340) als irrtümlich mit „Harzgängen“ angegeben entlarvt wurde. SEWARD, THOMSON haben sich ebenfalls gegen die Anschauungen der JEFFREYschen Schule ausgesprochen (SEWARD, Fossil plants IV, S. 136; THOMSON, Phil. Trans. Roy. Soc. B, 204, 1913, S. 1) und die allermeisten Forscher dürften sich kaum mit seinen Folgerungen einverstanden erklären können.

Über den Zeitpunkt des Erscheinens der anderen Koniferengruppen ist im Text bei deren genauerer Besprechung das Nötige gesagt worden.

Über die Anschauungen der Autoren von der Ableitung der Koniferen von anderen Gruppen wird im Schlußteil noch etwas mitgeteilt werden.

---

## Angiospermae

Von Sanitätsrat Dr. P. Menzel-Dresden

Fossile Reste von angiospermen Pflanzen aus den jüngeren geologischen Formationen sind seit etwa 200 Jahren bekannt (SCHEUCHZER, Herbarium diluvianum, 1709 u. 23), wurden aber erst in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts nach mehr wissenschaftlichen Grundsätzen behandelt. Sie bilden den Gegenstand sehr zahlreicher und weit verstreuter Bearbeitungen, insbesondere floristischer Werke, deren freilich leider nicht wenige einer strengen botanischen Kritik nicht standhalten. Monographische Bearbeitungen einzelner Pflanzengruppen, die für die Würdigung fossiler Reste besonders wertvoll sind, liegen erst in geringer Anzahl vor (z. B. ENGLER: *Rhus* und verwandte Anacardiaceen, PAX: Aceraceen, STAUB: *Cinnamomum*).

Die beste kritische Zusammenstellung der Forschungsergebnisse bis 1890 bot A. SCHENK im zweiten Bande von ZITTELS Handbuch der Paläontologie, spätere Funde berücksichtigen zusammenfassend R. ZEILLER in *Éléments de Paléobotanique* und in *Revue des travaux de paléontologie végétale* und L. LAURENT in *Progressus rei botanicae*; neuerdings hat W. JONGMANS Zusammenstellungen der neueren Veröffentlichungen in den Jahresberichten: „Die palaeobotanische Literatur“ geboten, und in der von JONGMANS herausgegebenen II. Abteilung des *Fossilium Catalogus* werden familienweise möglichst vollständige Literaturverzeichnisse gegeben.

Die Mehrzahl der beschriebenen fossilen Angiospermen ist von den Autoren rezenten Gattungen eingereiht worden; zum Teil wurden sie unter Bezeichnungen eingeführt, die nur die Familienzugehörigkeit oder die Ähnlichkeit mit einzelnen Gattungen zum Ausdruck bringen (*Apo-cynophyllum* UNG., *Sapotacites* ETT., *Dryophyllum* DEB., *Laurophyllum* GÖPP. u. a.)<sup>1)</sup>; seltener sind neue Gattungen aufgestellt worden (*An-oectomeria* SAP., *Credneria* ZENK., *Podogonium* HEER), oder die Fossilien werden mit allgemeinen Benennungen wie *Antholithes*, *Carpolithes*, *Phyllites* bezeichnet.

Leider hat ein sehr großer Teil der den fossilen Resten gegebenen Deutungen keinen Anspruch auf Zuverlässigkeit; vielfach kann weder

<sup>1)</sup> Die Endung: *phyllum* bezeichnet also nicht die Zugehörigkeit zu der durch das Stammwort gegebenen Gattung, sondern nur eine Vermutung oder Ähnlichkeit in dieser Richtung. Die meisten Paläobotaniker verstehen die Wörter mit *phyllum* nach NATHORSTs Anregung so.

die Identifizierung eines Restes mit früher beschriebenen als glaubhaft angesehen noch die behauptete Zugehörigkeit fossiler Blätter oder Früchte zu rezenten Gattungen als erwiesen betrachtet werden.

Daß die in der Literatur gebotenen Deutungen fossiler Angiospermen vielfach unbefriedigend sind, hat seinen Grund einmal in der oft mangelhaften Beschaffenheit der überlieferten Pflanzenreste; leider ist vielfach solch unzulängliches Material beschrieben und benannt worden, das nur lästigen Ballast inhaltsloser Namen darstellt, zu späteren Vergleichen aber völlig untauglich ist, andererseits lassen recht oft die Untersuchungsmethoden und die kritische Würdigung der gefundenen Untersuchungsergebnisse selbst bei gut erhaltenen Resten zu wünschen übrig, oder die gegebenen Beschreibungen sind unklar und nicht erschöpfend, die für alle Vergleiche notwendige bildliche Wiedergabe ist oft ungenau, und nicht selten sind vorgefaßte Meinungen für die Deutung fossiler Angiospermen von bestimmendem Einfluß gewesen.

Daraus erklärt sich die geringe Anerkennung, die sehr viele der Arbeiten über Kreide- und Tertiärpflanzen von seiten der Botaniker gefunden haben; allerdings sind ohne Zweifel manche Botaniker in der Ablehnung paläobotanischer Forschungsergebnisse zu weit gegangen.

Der Paläobotaniker hat mit anderem Materiale und mit anderen Methoden zu arbeiten als der Erforscher lebender Pflanzen. Während sich die systematische Scheidung rezenter Angiospermen wesentlich auf die von den Blüten und zum Teil von den Früchten und Samen gebotenen Merkmale gründet und Blattmerkmale im allgemeinen nur für die Unterscheidung von Arten in Betracht kommen, stehen dem Paläobotaniker zumeist nur isolierte Blattreste, selten Blüten, Früchte, Samen oder Stammteile zu Gebote, und er ist darauf angewiesen, genaue Analysen der vegetativen Organe vorzunehmen.

Selbstverständlich sind alle fossilen Reste für eine Bestimmung wertlos, die mangelhaft erhalten sind oder nur Umrisse ihrer Form erkennen lassen; aber auch wohlerhaltene Reste bieten oft große Schwierigkeiten für eine genaue systematische Deutung: einmal treten bei Früchten wie bei Blättern sehr ähnliche Formen bei Vertretern verschiedener Familien auf; ähnliche Samen, Steinkerne, Kapseln, Flügel Früchte aus verschiedenen Pflanzenfamilien sind ohne Kenntnis ihres inneren Baues, die bei Fossilien nur selten zu erlangen ist, meist nicht auseinander zu halten; ebenso besitzen die Blattorgane im allgemeinen keine durchgehenden, für einzelne Gattungen bestimmenden Charaktere der Form, der Nervatur usw., vielmehr begegnen wir sehr ähnlicher Blattbildung bei Pflanzen, die in keinerlei systematischer Verwandtschaft stehen.

Eine weitere Schwierigkeit erwächst aus der großen Variabilität der Pflanzenorgane, besonders der Blätter, die wir an lebenden Pflanzen

beobachten und in gleicher Weise an fossilen voraussetzen müssen. Wir sehen an demselben Individuum verschieden gebildete Blätter auftreten, abhängig vom Alter und Entwicklungszustande des betreffenden Sprosses, von der Stellung des Blattes am Zweige, andere Blätter an blütentragenden als an sterilen Zweigen; wir kennen die Abänderungen der Blattform bei Individuen derselben Art unter dem Einflusse von Standort, Belichtung und klimatischen Verhältnissen, unter pathologischen Einwirkungen usw. Kann somit von einer Konstanz der Blattbildung für die einzelnen Arten nicht gesprochen werden, so ist diese noch weniger konstant innerhalb der Gattungen oder gar Familien, da die Einwirkung der verschiedenartigen Lebensbedingungen die vegetativen Organe bei den einzelnen Gliedern dieser größeren Gruppen in der mannigfachsten Weise beeinflußt (vergl. die Vielgestaltigkeit der Blattbildung bei den Arten von *Quercus*, *Ficus*, *Acacia*, *Acer* u. a.).

Diese Schwierigkeiten nach Möglichkeit zu überwinden, gilt es für den Paläobotaniker, an wohl erhaltenen Blattfossilien alle erkennbaren Merkmale des Blattstieles, der Spreitenform und Randbildung, der Konsistenz des Blattgewebes und, was mitunter möglich ist, der Epidermisbeschaffenheit, vor allem aber der Nervatur und zwar dieser bis in die feinsten Einzelheiten, genau festzustellen und unter Berücksichtigung der Variationsmöglichkeiten eingehende Vergleiche mit einem möglichst umfangreichen lebenden Materiale anzustellen. Bei aller Ähnlichkeit der Blattbildung, die bei lebenden Vertretern verschiedener Familien auftritt, ist die Übereinstimmung fast nie eine absolute; Unterschiede insbesondere des feinsten Nervennetzes sind zumeist festzustellen; es darf daher für eine große Anzahl fossiler Blattreste die Möglichkeit einer zuverlässigen Deutung angenommen werden, wenn anders der Erhaltungszustand nur eine eingehende Prüfung der morphologischen Charaktere zuläßt, und es ist nicht gerechtfertigt, alle Blattbestimmungen ohne weiteres als unzulänglich zurückzuweisen.

Nicht alle fossilen Pflanzenreste sind gleichwertig; den sichersten Aufschluß über die systematische Stellung ihrer einstigen Träger dürfen wir von Blüten, Früchten und Samen erwarten, wenn sie in günstiger Weise überliefert sind (z. B. im Bernstein, in kohligem Zustande), wenn ihre charakteristischen Merkmale deutlich ausgeprägt sind, oder wenn sie eine anatomische Untersuchung zulassen.

Zuverlässige Kunde der früheren Vegetation bieten Blattreste, die in typischer Ausprägung der Form oder in großer Individuenzahl vorliegen und die Aufstellung von Variationsreihen ermöglichen.

Vereinzelte gut ausgebildete Blätter werden nicht immer eine eindeutige Zuweisung erlauben; unvollständige Reste sind meist als zweifelhaft oder unbrauchbar zu betrachten.



In vielen Fällen kann die Deutung von Pflanzenfossilien, die mit mehreren sehr ähnlichen Typen aus verschiedenen Familien übereinstimmen, gefördert werden durch Berücksichtigung pflanzengeographischer Momente, die durch die Pflanzengesellschaften des betreffenden Fundortes geboten werden; die heutige geographische Verbreitung der lebenden Analoga gut bestimmbarer Pflanzenfossilien einer Fundstelle kann für mehrdeutige Reste derselben Herkunft zur Sicherung der systematischen Zuweisung beitragen und kann unter Umständen überhaupt die Bestimmung erleichtern.

Scheiden wir aus der Fülle der beschriebenen angiospermen Pflanzenfossilien die zu einer botanischen Bearbeitung unzulänglichen Reste aus, so lehren uns die deutbaren Reste, daß die fossilen Angiospermen in morphologischer Beziehung keine wesentlichen Verschiedenheiten von den lebenden aufweisen. Damit ist die Einreihung der fossilen in die systematischen Abteilungen der lebenden Angiospermen gerechtfertigt; es gibt unter ihnen wohl ausgestorbene Arten, es scheint aber keine ausgestorbenen Familien gegeben zu haben.

Wenn entsprechend der Nomenklatur lebender Pflanzen die fossilen Angiospermen nach Gattungen und Arten unterschieden werden, so ist im Auge zu behalten, daß der Begriff der fossilen Art dem der rezenten Art nicht gleichwertig ist; die auf Blätter begründeten Artnamen der Paläobotaniker sind nur Bezeichnungen für Gruppen übereinstimmender, innerhalb bestimmter Grenzen variierender Blattformen; wenn in manchen älteren Florenwerken auffällt, daß von vielen — besonders tertiären — Fundorten einzelne Gattungen in einer Artenfülle angeführt werden, die heute selbst dem üppigsten Tropenwalde fremd ist (z. B. *Cinnamomum*), so ist es jetzt durch gründliche Untersuchungen reichlichen Materiales gelungen, viele fossile „Arten“ von ehemals in den Bereich der Variationsgrenzen weniger Formengruppen einzubeziehen (vergl. die zahlreichen Synonyme von *Cinnamomum polymorphum* A. BR. sp., *Acer trilobatum* STBG. sp. u. a.).

Zusammengehörigkeit von Blättern mit Blüten oder Früchten ist nur sicher, wenn sie in wirklichem Zusammenhange gefunden werden; das bloße gleichzeitige Vorkommen getrennter Reste kann nicht oder nur mit Beschränkung als Beweis für wirkliches Zusammengehören gelten.

Der Ursprung der Angiospermen und die phylogenetischen Beziehungen zwischen Dikotyledonen und Monokotyledonen sind noch nicht sicher bekannt. Zwei Anschauungen über den Ausgangspunkt der Angiospermen stehen nebeneinander: die eine (HALLIER) sieht in den *Polycarpicae* die ältesten Angiospermen und knüpft sie durch die hypothetischen Proberberideen an die zwitterblütigen Bennettiteen an (S. 292); die andere (WETTSTEIN) leitet die Angiospermen aus hochentwickelten Gymnospermen ab und spricht die Monochlamydeen

(„*Amentaceae*, Kätzchenträger“) als primitive Angiospermengruppe an. Als gesichert kann die frühzeitig erfolgte Abzweigung der Monokotyledonen von den *Polycarpicae* gelten.

Die fossilen Angiospermen erlauben, für eine Reihe lebender Arten die Vorfahren nachzuweisen; zur Ableitung entwicklungsgeschichtlicher Reihen für das ganze Angiospermensystem reichen die heutigen Kenntnisse nicht aus. Die paläontologischen Funde lassen in Übereinstimmung mit den Ergebnissen der systematischen Botanik und pflanzengeographischer Untersuchungen annehmen, daß verschiedene Familien der Angiospermen sich geologisch gleichzeitig in verschiedenen Gebieten der Erde zu entwickeln begonnen haben.

Wenn schon, wie erwähnt, die fossilen Angiospermen morphologisch von den lebenden nicht wesentlich abweichen und damit dem Botaniker geringeres systematisches Interesse bieten als die fossilen Reste aus anderen Abteilungen des Pflanzensystemes, so sind sie doch in geologischer und pflanzengeographischer Beziehung von Wichtigkeit.

Ihre Funde setzen den Geologen in den Stand, einerseits charakteristische fossile Pflanzen und Pflanzengesellschaften festzustellen, die an einzelnen Fundorten oder an verschiedenen Fundstellen größerer Gebiete auftreten, andererseits Charakterpflanzen für einzelne geologische Zeitabschnitte zu bestimmen, die an verschiedenen Orten in gleichem Zeitraume lebten und diesem sein eigentümliches Gepräge verliehen; freilich können zurzeit die angiospermen Pflanzenreste des Känozoikums noch nicht in gleichem Maße als Leitfossilien in Anspruch genommen werden wie die paläozoischen und mesozoischen Pflanzen.

Ein umfassendes Bild der Angiospermenvegetation vergangener Erdperioden vermögen wir uns nicht zu machen: die paläontologische Überlieferung ist sehr lückenhaft; so zahlreich ihre bisher entdeckten Reste sind, so stellen sie doch nur erst einen kleinen Teil der in den bis jetzt durchforschten Schichtgesteinen verborgenen Pflanzenfossilien dar; außerdem sind in der Hauptsache nur Reste baum- und strauchartiger Gewächse und in und am Wasser wachsender Pflanzen bekannt, während Vertreter der Staudenvegetation im allgemeinen nicht zur Erhaltung in fossilem Zustande geeignet waren.

Die ältesten sicheren Fossilreste angiospermer Pflanzen sind von verschiedenen Stellen der Erde aus Schichten bekannt, die unserem Gault entsprechen, und zwar aus den oberen Potomacschichten (Patapsco-stufe) Nordamerikas, aus dem Valanginien Portugals, aus dem Lower Greensand Sünglands, aus dem Albien Madagaskars und den Komeschichten Grönlands.

Zweifelhaft ist zurzeit noch, ob schon in älteren Schichten Spuren von Angiospermen vorhanden sind, ob etwa einige dikotyledonenartige

Blattreste oder geschlossene mehrsamige Früchte aus englischen Juraablagerungen auf Angiospermen hinweisen.

Die ältesten Angiospermen weisen Formen auf, die bestimmten Verwandtschaften nicht zugewiesen werden können; sehr bald aber erscheinen Anklänge an verschiedene Familien, insbesondere aus den Monochlamydeen, Polycarpicae und Monokotyledonen; immerhin fehlt für die Flora der mittleren Kreide in der Hauptsache die Möglichkeit, ihre Formen sicher zu deuten, und damit auch die Möglichkeit, sie zur heutigen geographischen Pflanzenverbreitung in Beziehung zu bringen.

Erst von der jüngeren Kreidezeit an lassen sich für die angiospermen Reste sichere Beziehungen zu lebenden Pflanzen nachweisen, und die Mehrzahl der bestimmbareren Tertiärpflanzen besitzt rezente Verwandte, aber sie beteiligten sich ehemals in anderer Weise an der Zusammensetzung der Gesamtvegetation als gegenwärtig, indem *Monochlamydeae* und *Polycarpicae* einen viel größeren Anteil ausmachten als heute, und sie traten in anderer geographischer Verbreitung auf als die entsprechenden lebenden Formen.

Keineswegs bestand eine gleichartige, die ganze Erde bedeckende alte Tertiärvegetation; vielmehr sind unzweifelhaft verschiedene Florengebiete vorhanden gewesen, deren Grenzen im Verlaufe der Tertiärzeit nachweisbare Verschiebungen erfahren haben; ebenso sind an verschiedenen Orten des alten Tertiärlandes vertikale Verschiedenheiten der Florenzusammensetzung festgestellt worden.

Zu beiden Seiten des Äquators dehnte sich in der alten Welt wie in Amerika ein breites tropisches Gebiet aus, dessen Grenzen sich während der älteren Tertiärzeit in der alten Welt im Norden von Südeuropa bis Japan, im Süden von Westafrika bis Nordaustralien erstreckten (Gebiet der paläo- und neotropischen Florenelemente ENGLERS).

Über die nördliche Halbkugel — die Verhältnisse der südlichen Hemisphäre sind noch ungenügend erforscht — erstreckte sich ein weites Florengebiet, das die Polarländer, Nordamerika, Nordeuropa und Nordasien bedeckte. Es ist das Gebiet, dessen Tertiärfloren am besten bekannt sind; für deren bestimmbarere Überreste kann als feststehend angenommen werden, daß ihre heutigen Verwandten ausschließlich auf der nördlichen Halbkugel wohnen und durch die Art ihrer gegenwärtigen Verbreitung sich als Reste einer ehemals zusammenhängend weit ausgedehnten Vegetationsdecke darstellen (Gebiet der arktotertiären Florenelemente ENGLERS).

Innerhalb dieser großen Zonen bestanden zur älteren Tertiärzeit schon verschiedene durch geographische Breitenunterschiede und durch die damalige Landverteilung bedingte Gebiete mit verschiedenen vorherrschenden Pflanzengemeinschaften, und in den Grenzgebieten fand eine Vermischung tropischer und arktotertiärer Formen statt, die in

dem Zusammenauftreten tropischer, subtropischer und gemäßigter Pflanzentypen in den europäischen Eozän- und Oligozänfloren zum Ausdruck kommt.

Im weiteren Verlaufe der Tertiärzeit trat eine allmähliche Verschiebung der Gebietsgrenzen in dem Sinne ein, daß die tropischen Elemente mehr und mehr südwärts gedrängt wurden und vom Polargebiete immer mehr Pflanzenformen gemäßigter Klimate nachrückten.

Analoge nordwärts gerichtete Florenverschiebungen sind durch die Untersuchungen der Tertiärfloren der Magellansländer und der Seymour-Insel auch für die südliche Halbkugel festgestellt.

Im Pliozän Zentraleuropas sind die tropischen und subtropischen Formen verschwunden, dagegen treten rezente Pflanzen in den Vordergrund, unter denen außer den heutigen Bewohnern des Gebietes neben mediterranen und makaronesischen noch nordamerikanische und ostasiatische Typen vertreten sind.

Während der Eiszeit wurden vom europäischen Kontinente die amerikanischen und asiatischen Formen der alten arktotertiären Vegetation zum Verschwinden gebracht, denen in Nordamerika und dem außertropischen Asien durch die Gunst der orographischen Verhältnisse die Existenzbedingungen erhalten blieben, so daß wir dort noch heute sozusagen eine Tertiärflora blühen und wachsen sehen.

Da, wie schon erwähnt, die fossilen Angiospermen von den lebenden in morphologischer Beziehung nicht wesentlich verschieden sind, kann in der folgenden systematischen Übersicht von einer Beschreibung derselben abgesehen werden; dagegen soll ihre zeitliche und räumliche Verteilung während der geologischen Zeitabschnitte hervorgehoben werden.

Botanische Einzelheiten, wie sie über viele der früher behandelten Pflanzengruppen mitgeteilt wurden, müssen hier bei der Fülle der verschiedenen Familien fortgelassen werden. Die Lehrbücher der systematischen Botanik (WARMING, ENGLER, WETTSTEIN usw.) geben darüber nähere Auskunft. Das Folgende ist daher eine sehr gedrängte Zusammenfassung der Daten, die die einzelnen Angiospermenfamilien in den Erdperioden hinterlassen haben. Für die Anordnung wurde das ENGLERSche System zugrunde gelegt<sup>1)</sup>.

---

<sup>1)</sup> Nähere Literaturzitate sind in diesem Abschnitt, der in der früheren Auflage ganz fehlte, unterblieben, um dem vorgesehenen Umfang des Buches gerecht zu werden; bei der ohnehin sehr gedrängten Form dieses Teiles erscheint dies nach Lage der Sache gerechtfertigt. Im Literaturverzeichnis wird eine Auswahl auch der Literatur der fossilen Angiospermen gegeben werden, auf die also hier verwiesen werden muß. Die neueste Literatur konnte, da sie noch nicht zugänglich war, nicht mehr benutzt werden.

## I. Monocotyledoneae

### Reihe Pandanales

Fam. Typhaceae. Rhizome, Stengel und Blattreste mehrerer Arten von *Typha* L. sind im Tertiär Europas verbreitet.

Fam. Pandanaceae. Zu *Pandanus* L. gezogene Blattreste aus der oberen Kreide Österreichs sind zweifelhaft; die vermeintlichen *P.*-Reste wie *Kaidacarpum* CARR. und andere aus älteren Schichten gehören nicht zur Familie (s. S. 163).

Fam. Sparganiaceae. Mehrere Arten von *Sparganium* L. sind in der Kreide und im Tertiär Europas und der Polarländer durch Blatt- und Fruchtreste vertreten (Fig. 274, 1 u. 2)<sup>1)</sup>.

### Reihe Helobiae.

Fam. Potamogetonaceae. Aus der oberen Kreide Europas und dem Tertiär Mitteleuropas und Südrußlands stammen Reste, die wahrscheinlich zu den Gattungen *Posidonia* KÖN., *Cymodocea* KÖN. und *Zostera* L. gehören; verschiedene der in Blättern und Früchten erhaltenen *Potamogeton*-Arten aus dem Tertiär Südfrankreichs, der Schweiz und Steiermarks können als gesichert gelten (Fig. 274, 3, 4).

Fam. Najadaceae. Das Vorkommen von *Najas* L. ist durch Früchte im Schweizer Tertiär wahrscheinlich gemacht; hierhergestellte Blatt- und Stengelreste sind zweifelhaft.

Fam. Juncaginaceae. Die Gattungen *Lamprocarpites* HEER aus der jüngeren Kreide Grönlands und *Laharpia* HEER aus dem Schweizer Tertiär (Fruchtreste) können nicht eindeutig als *J.* angesprochen werden.

Fam. Alismaceae. *Alismacites primaevus* SAP. aus der unteren Kreide Portugals, bei dem auch an Potamogetonaceen gedacht werden

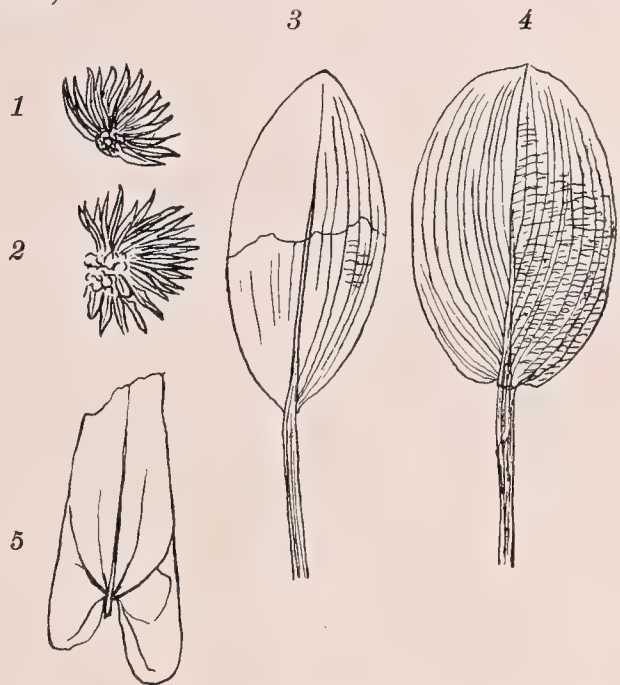


Fig. 274. 1, 2 *Sparganium cretaceum* HEER, Kreide Grönlands. 3, 4 *Potamogeton praenatans* KNOLL, Pliozän Steiermarks. 5 *Alismaphyllum Victor-Masoni* (WARD) BERRY, Potomacformation Virginiens (nach HEER, KNOLL und BERRY).

<sup>1)</sup> Die folgenden Abbildungen sind, soweit nicht anderes bemerkt, in  $\frac{3}{4}$  der natürlichen Größe wiedergegeben.

kann, und *Alisma*-Blätter aus der jüngeren Kreide Grönlands sind zweifelhaft; besser begründet sind Blatt- und Fruchtreste von *Alisma* L. und *Sagittaria* L. aus dem Tertiär der Arktis und Europas. Als *Alismaphyllum Victor-Masoni* L. WARD aus der Potomacformation Virginiens (Fig. 274, 5) ist der älteste Blattrest, der mit Sicherheit zu den Monokotyledonen zu stellen ist, bezeichnet worden; seine Zugehörigkeit zu den *A.* ist zweifelhaft; er ist vielleicht zur Gattung *Smilax* L. zu ziehen.

Fam. Butomaceae. Angegeben werden Rhizome und Blätter von *Butomites* VEL. aus der böhmischen Kreide, Blatt- und Fruchtreste aus dem Tertiär der Schweiz. Nicht zweifelsfrei ist *Hydrocleis perianthoides* SCHIMP.

Fam. Hydrocharitaceae. Beschrieben werden Blattreste von *Ottelia* PERS. aus dem Pariser Eozän, zwei Arten *Valisneria* MICH. aus französischem Miozän, durch Blätter und Blüten vertreten, *Hydrocharis* L. mit Blättern aus dem Tertiär der Schweiz und Deutschlands und nicht ganz gesichert *Stratiotes* L. aus dem Schweizer Tertiär; ferner wird *Stratiotes aloides* L. aus diluvialen Fundstellen angeführt (*Folliculites carinatus* (NEHR.) POT.

### Reihe Glumiflorae.

Fam. Gramineae. Zahlreiche grasartige Blattreste aus der Kreide und besonders dem Tertiär, meist als *Poacites* BRONGN., *Arundinities* SAP., *Pseudophragmites* SAP. bezeichnet, zum Teil zu rezenten Gattungen gestellt, beweisen das frühere Vorhandensein von Gräsern; ihre nähere Zuweisung zu bestimmten Gat-

tungen ist im allgemeinen unmöglich; auch mit *Avena* L. verglichene Blütenreste aus dem Steirischen Miozän sind zweifelhaft. Sicher erkennbar sind Rhizome, Stengel und Blätter von *Arundo* L. aus der oberen Kreide Grönlands und dem Tertiär Europas und Nordamerikas, Rhizome und Blätter von *Phragmites* TRIN. (Fig. 275) aus der Kreide und dem Tertiär Nordamerikas und dem Tertiär der Polarländer und Europas und Reste von *Bambusa* SCHREB. aus dem Pliozän Frankreichs.

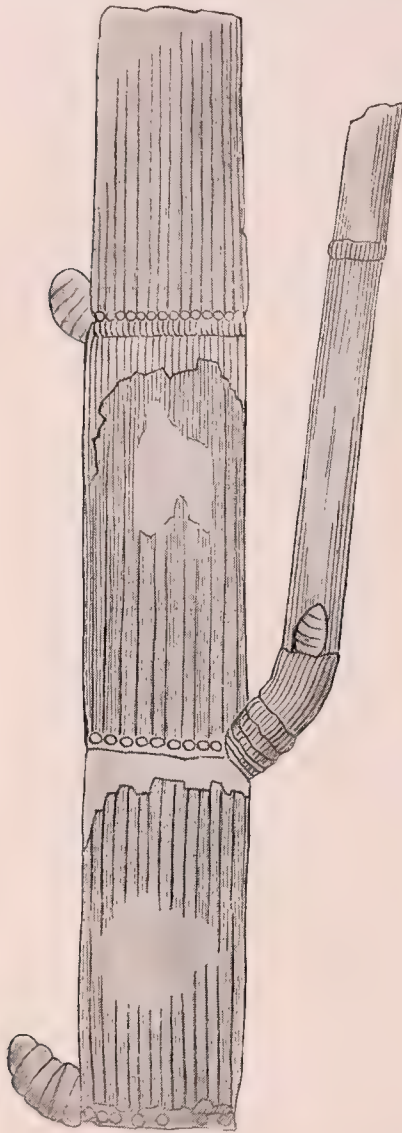


Fig. 275. *Phragmites oeningensis* A. BR., Miozän der Schweiz (nach HEER).

Fam. Cyperaceae. *Cyperacites* SCHIMP. und *Cyperus* L. sind mit Rhizomen, Stengeln, Blättern und Früchten im Tertiär vertreten, *Carex* L. mit zweifelhaften Blattresten und sicheren Früchten seit dem Eozän; *Dulichium* PERS. (Fig. 279, 1, 2) in interglazialen Ablagerungen Norddeutschlands und Dänemarks. Mit baumartigen Cyperaceen wird *Rhizocaulon Brongniarti* SAP. aus dem Oligozän Südfrankreichs verglichen (Rhizome, Stengel, Blatt- und Blütenfragmente sind erhalten), deren Verwandtschaft andere Autoren bei den Restionaceen suchen; andere *Rhizocaulon*-Arten aus der Kreide Frankreichs und Portugals und dem ältesten französischen Tertiär sind zweifelhaft. Mit Struktur

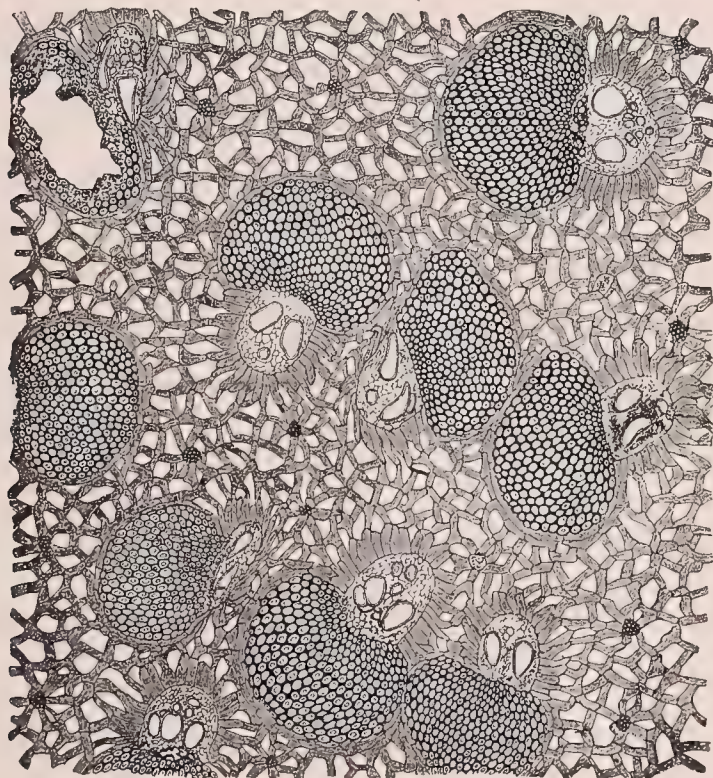


Fig. 276. *Palmoxylon lacunosum* FELIX von Antigua (nach SCHENK).

erhaltene Cyperaceenreste sind neuerdings auch aus dem ungarischen Tertiär angegeben worden.

### Reihe Principes.

Fam. Palmae. Zweifellose Reste fossiler Palmen sind seit der jüngeren Kreide bekannt, und zwar aus Grönland, Nordamerika, Mitteleuropa und Ägypten; häufig sind ihre Reste im Eozän; im Oligozän reichen sie nordwärts noch bis nach England; im Miozän Europas und Nordamerikas noch verbreitet, sind sie im Pliozän nur noch im Süden Europas anzutreffen.

Als *Palmoxylon* SCHENK (Fig. 276) sind zahlreiche verschiedene Stammreste aus der Kreide und dem älteren Tertiär Asiens, Europas,

Nordafrikas und der Antillen beschrieben worden, die zu den P. gehören, ohne daß ihre Zugehörigkeit zu bestimmten Gattungen festzustellen ist. Die Stammreste von *Palmacites Daemonorops* HEER aus dem mitteleuropäischen Oligozän scheinen der Gruppe der *Calameae* anzugehören.

Die den P. zugeschriebenen Fruchtreste sind größtenteils zweifelhaft; zu den ältesten zählt eine Cocoïneenfrucht aus dem unteren Cenoman Frankreichs; die als *Nipadites* BOWERB. bezeichneten Früchte aus der Kreide und dem Eozän Frankreichs, Belgiens und Englands können auch Pandanaceenfrüchte sein.

Mehr Wahrscheinlichkeit beansprucht der Nachweis der Reste von Blütenständen (*Palaeorhachis* SAP.), die ehemals als Zweigreste von *Leptomeria* R. BR. angesprochen wurden.

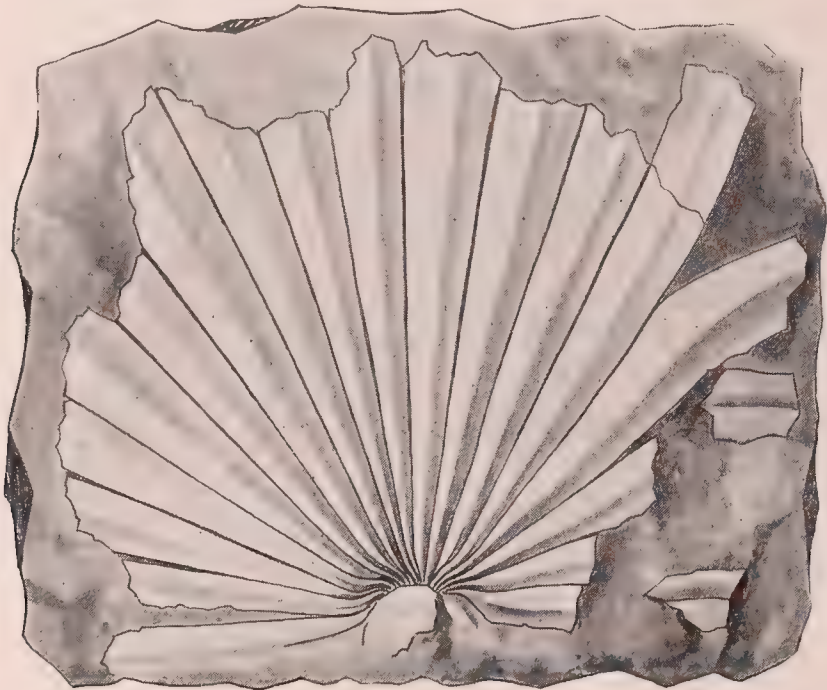


Fig. 277. *Chamaerops helvetica* HEER. Oligozän der Provinz Sachsen (nach FRIEDRICH).

Fossile Blüten von P. sind aus dem Bernstein bekannt: *Phönix Eichleri* CONW. und die *Sabal*-ähnliche *Bembergia Pentatrias* CASP.

Sehr häufig sind P.-Blätter und zwar sowohl Fächer- wie Fiederblätter. Unter ersteren sind Blätter von *Chamaerops* L. (Fig. 277) vom Oligozän Mitteleuropas bis zum Pliozän Südeuropas bekannt, ferner verschiedene Arten von *Sabal* ADANS. im Oligozän und Miozän Europas, im Eozän von Vancouver, in der Kreide und im Tertiär von Nordamerika und im Tertiär von Chile; andere Fächerblätter, die eine genauere Zuweisung nicht erlauben, werden unter der Sammelbezeichnung *Flabellaria* STBG. aufgeführt und sind seit dem Cenoman in Europa bekannt.



Minder häufig treten Fiederblätter auf, von denen aus dem mitteleuropäischen Tertiär einige sicher zu *Phoenix* L. gehören; unsere Dattelpalme selbst ist fossil aus dem italienischen Mitteltertiär bekannt (Fig. 278).

Die anderen Gattungen zugeschriebenen fossilen P. sind hinsichtlich ihrer Gattungszugehörigkeit zweifelhaft, wenschon sie zum Teil als P. anzuerkennen sind.

Möglicherweise gehören die von SAPORTA aus dem Eozän von Sézanne beschriebenen und zu den Cyclanthaceen gestellten *Ludovio-opsis*-Arten zu den P.

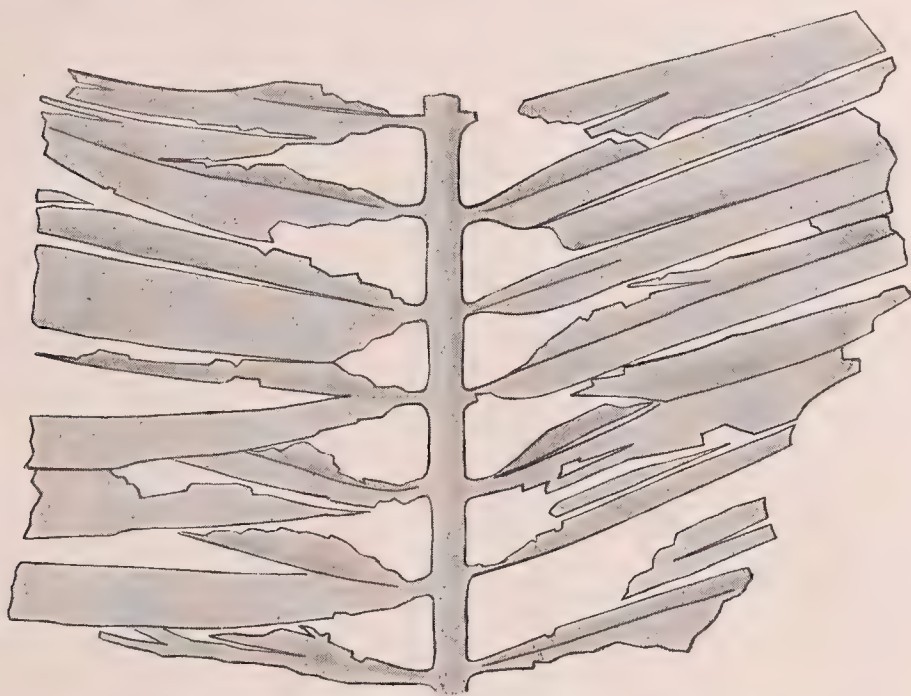


Fig. 278. *Phoenicites spectabilis* UNG., Miozän von Radoboj (nach UNGER).

### Reihe Spathiflorae.

Fam. Araceae. Infloreszenzen von *Acorus brachystachys* HEER aus dem Tertiär Spitzbergens und *Acoropsis minor* CONW. aus dem Bernstein, Blattreste von *Pistia Mazelii* SAP. et MAR. aus der jüngeren Kreide Südfrankreichs und *P. corrugata* LESQU. aus dem Tertiär Nordamerikas belegen das fossile Vorkommen von Araceen.

Fam. Lemnaceae. Fossile *Lemna*-Reste aus dem Tertiär Europas und Nordamerikas wie *L. pedicellata* LESQU. sind wahrscheinlich.

### Reihe Farinosae.

Fam. Centrolepidaceae. Die zu den C. gestellten Reste von *Podostachys* MARION aus dem Oligocän Südfrankreichs gehören eher zu den Gramineen.

Fam. Eriocaulaceae. Blattreste, die LESQUEREUX aus dem nordamerikanischen Tertiär als *Eriocaulon porosum* beschrieb, sind nicht zweifelsfrei.

Fam. Bromeliaceae. *Bromelia Gaudini* HEER aus dem Schweizer Tertiär kann zu den B. gehören.

### Reihe Liliiflorae.

Fam. Juncaceae. Stengel, Blätter und Fruchtreste dreier Arten von *Juncus* L. sind aus dem Tertiär der Schweiz beschrieben.

Fam. Liliaceae. Unter den fossilen L. können als sicher angenommen werden Reste von *Dracaena* VAUD. und ähnlichen baum-

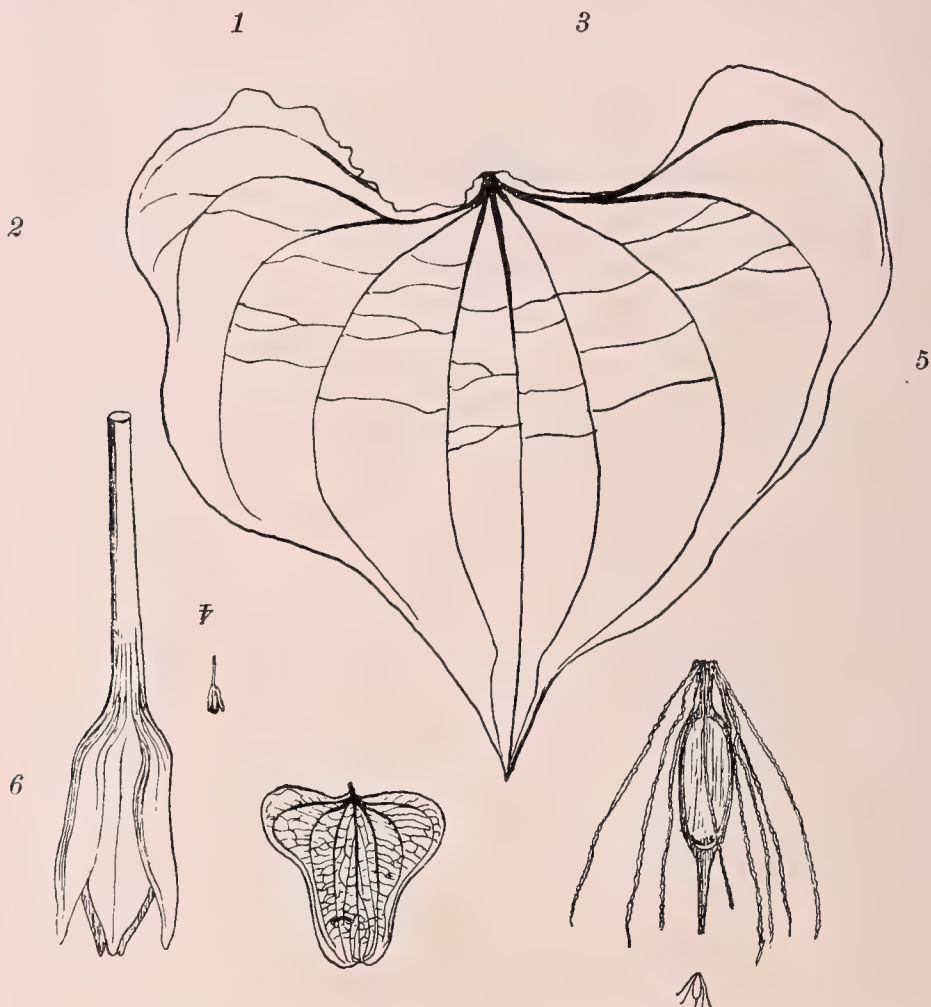


Fig. 279. 1, 2 *Dulichium spathaceum* PERS., dänisches Interglazial, 2 vergr. 6:1. 3 *Smilax obtusifolia* HEER, Miozän von Oeningen. 4, 5 *Smilax baltica* CONW., Bernstein, 5 vergr. 6:1. 6 *Dioscoroides Lyelli* (WAT.) FRITEL, Eozän des Pariser Beckens (nach HARTZ, HEER, CONWENTZ und FRITEL).

artigen Formen, so *D. Brongniarti* SAP. (Eozän), *D. Narbonnensis* SAP. (Oligozän Frankreichs), zu denen vielleicht noch *Yuccites Cartieri* HEER (Schweizer Tertiär) und *Agavites priscus* VIS. (vicentinisches Tertiär) zu ziehen sind.

Sehr viele fossile Blattreste, freilich nur Spreiten ohne die charakteristischen Ranken, sind als Arten von *Smilax* L. beschrieben worden, von denen ein großer Teil dieser Gattung sicher angehört; sie sind von

der oberen Kreide (Böhmens) bis ins Quartär bekannt, und zwar aus Mittel- und Süd-Europa, Grönland und Nordamerika. Die lebende *Smilax aspera* L. tritt in quartären Schichten Italiens auf. Eine Blüte von *Smilax baltica* CONW. entstammt dem Bernstein (Fig. 279, 3, 4, 5).

Andere fossile Liliaceengattungen, *Aloites* VIS., *Eolirion* SCHENK (S. 257), *Majanthemophyllum* HEER, *Smilacina* DESF. sind von zweifelhafter Zugehörigkeit.

Fam. Dioscoreaceae. *Dioscorites resurgens* SAP. u. *Dioscoroides Lyelli* (WAT.) FRITEL (Fig. 279, 6) im Tertiär Südfrankreichs gehören wahrscheinlich hierher, während *Dioscorea cretacea* LESQU. aus der Kansaskreide zweifelhaft ist. Vermutlich gehört auch ein Teil der als *Majanthemophyllum* HEER beschriebenen Blattreste (z. B. *M. petiolatum* O. WEB. aus dem Oligozän und Miozän Böhmens und des Niederrheines) zu den D. Eine Art von *Prototamus* LANG. wird aus französischem Eozän beschrieben.

Fam. Iridaceae. *Iris Escheri* HEER, Blätter und Rhizome aus dem Oeninger Miozän, ist als Iridacee anzuerkennen; andere Arten von *Iris* L. und *Iridium* HEER aus dem Tertiär Europas, Grönlands und Nordamerikas sind zweifelhaft.

### Reihe Scitamineae.

Fam. Musaceae. Für das Vorhandensein der Familie im Tertiär sprechen verschiedene als *Musophyllum* UNG. oder *Musa* L. beschriebene Blattreste aus dem Eozän und Miozän Europas, Nordamerikas und Kolumbiens.

Fam. Zingiberaceae. Blattreste von *Zingiberites* HEER aus der oberen Kreide Grönlands und dem Tertiär Mitteleuropas, Blattreste von *Amomophyllum* WAT. und Früchte von *Amomocarpum* WAT. aus dem Pariser Eozän beweisen das fossile Auftreten von Z. nicht mit Sicherheit. *Zingiber*-ähnliche Rhizome sind aus dem böhmischen Miozän bekannt. Eine fossile Z. wird auch aus der Kreide des Tschadseegebietes angegeben.

Fam. Cannaceae. *Cannophyllites* BRGT. (Eozän von Paris und Miozän von Radoboj und Ligurien) und *Scitaminophyton* MASS. (italisches Tertiär) sind nichts beweisende Reste.

Fam. Marantaceae. Als *Palaeothalia* beschrieb SQUINABOL Blattreste aus dem ligurischen Tertiär, die an Blätter von M. erinnern, ohne für eine Gattung dieser Familie beweisend zu sein.

### Reihe Microspermae.

Fam. Orchidaceae. Mit Blättern versehene Knollen, die MASSALONGO aus dem Eozän des Monte Bolca als *Protorchis* und *Palaeorchis* beschrieb, gehören zu den zweifelhaften Fossilien.

## 2. Dicotyledoneae

### a) Archichlamydeae

#### Reihe Verticillatae.

Fam. Casuarinaceae. Die aus dem älteren Tertiär Europas beschriebenen Reste von *Casuarina* RUMPH können nicht als sicher gestellt betrachtet werden; mehr Wahrscheinlichkeit besitzt die Annahme ihres Vorkommens im Tertiär von Australien und Sumatra und in der unteren Kreide Nordamerikas.

#### Reihe Piperales.

Fam. Piperaceae. Fossile Reste von *P.* waren bisher lediglich aus tropischen Tertiärgebieten Südamerikas und der Sunda-Inseln bekannt; erst neuerdings hat ENGELHARDT Blätter von *Piper* L. und *Macropiper* MIQ. aus dem hessischen Eozän mitgeteilt.

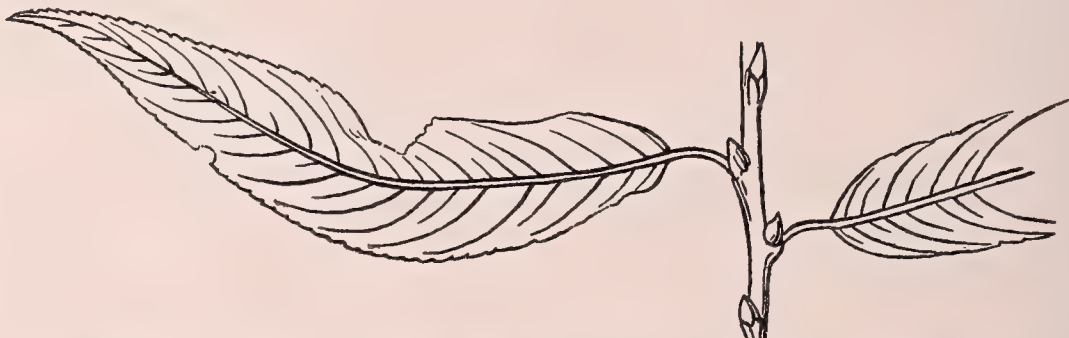


Fig. 280. *Salix varians* GÖPP., Miozän von Schoßnitz (nach GÖPPERT).

#### Reihe Salicales.

Fam. Salicaceae. Die Familie gehört zu den ältesten Familien der Dicotyledonen, deren Gattungen *Salix* L. und *Populus* L. schon in der unteren Kreide auftraten, in der jüngeren Kreide in Europa und Nordamerika, *Populus* auch in Grönland, verbreitet waren und im Tertiär sich vom arktischen Gebiete aus über die ganze nördliche gemäßigte Zone erstreckten. Ihre Reste aus den älteren Ablagerungen zum Teil als *Populophyllum* FONT., *Populites* LESQU., *Salicophyllum* FONT. bezeichnet, bieten sich in Blüten, Früchten, Samen und vor allem in Blättern dar. Von *Salix* waren im Tertiär tropische Formen bis weit nach Norden verbreitet; sämtliche tertiären *Salix*-Arten (Fig. 280) gehören, soweit sie sichere Deutung zulassen, nach PAX zu den pleian-driscen Weiden; erst im Diluvium treten Weiden aus anderen Gruppen auf wie *S. caprea* L. und verschiedene Polar- und Gletscherweiden. Arten von *Populus*, in charakteristischen Blättern wie in knospen-tragenden Zweigen und Fruchtesten erhalten, sind im Miozän am reichlichsten entwickelt; sie stehen den rezenten Formen von *P. alba* L.,

*tremula* L., *euphratica* OLIV., *nigra* L., *canadensis* MCHX. und *balsamifera* L. nahe (Fig. 281).

### Reihe Myricales.

Fam. Myricaceae. Seit dem ersten Auftreten in der unteren Kreide Nordamerikas war die Gattung *Myrica* L. (einschließlich *Comptonia* BANKS) in den Kreideablagerungen Nordamerikas, Grönlands und Europas weit verbreitet; sie besaß ihre reichste Entwicklung vom Unteroligozän bis ins Mittelmiozän über die ganze nördliche Halbkugel und ist noch im Pliozän Europas in mehreren Arten vertreten,



Fig. 281. 1, 2, 3, 4 *Populus latior* A. BR., Miozän der Schweiz, 1 Blatt, 2 Deckschuppe, 3, 4 Frucht, 4 vergr. 3:1. 5, 6, 7 *Populus mutabilis* HEER, Miozän der Schweiz, 5 Blätter, 6 Fruchtstand, 7 Deckschuppe (nach HEER).

unter denen auch die in Europa heute fehlende Gruppe *Comptonia* auftritt (Fig. 282, 1, 2). Auf der südlichen Halbkugel sind Blattreste von *Myrica* im Tertiär der Seymour-Insel und Süd-Chiles entdeckt worden. Die erhaltenen Reste sind Blüten (im Bernstein), Früchte und zahlreiche Blätter. Zu den M. sind ohne Zweifel viele der früher als Proteaceen beschriebene Blattreste der europäischen Tertiärablagerungen zu stellen.

### Reihe Juglandales.

Fam. Juglandaceae. Durch Blätter und unverkennbare Fruchtreste wird bewiesen, daß die Familie seit dem Cenoman in Europa ebenso formenreich entwickelt war wie heute in Nordamerika und Ost-

asien, und daß sie hier in der Kreide- und Tertiärzeit Formen besaß, die den heutigen amerikanischen und asiatischen verwandt sind; während des Miozän erstreckte sich ihr Verbreitungsgebiet nordwärts bis Grönland, Alaska und Sachalin. *Juglans* L. erscheint seit der jüngeren Kreide bis ins Pliozän Europas in Formen, die den lebenden *J. regia* L., *cinerea* L., *nigra* L. und *Sieboldiana* MAX. nahestehen (Fig. 283, 1). Die fossilen Arten von *Carya* NUTT. haben Beziehungen zu den nordamerikanischen *C. amara* NUTT., *alba* NUTT. und *olivaeformis* NUTT. und

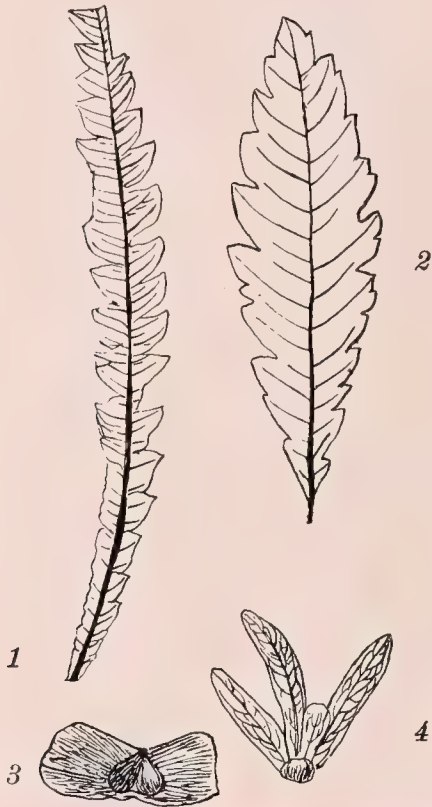


Fig. 282. 1 *Myrica acutiloba* (STERNB.) SCHIMPER, Oligozän Böhmens. 2 *Myrica vindobonensis* (ETT.) HEER, Miozän von Kumi. 3 *Pterocarya castaneaefolia* (GÖPP.) SCHLECHT., Miozän von Senftenberg. 4 *Engelhardtia Brongniartii* SAP., Oberoligozän Böhmens. (Nach ENGELHARDT u. UNGER.)

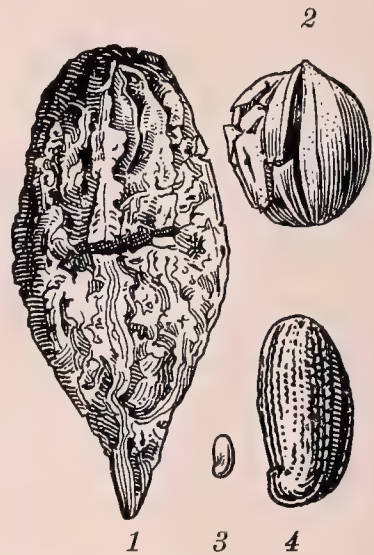


Fig. 283. 1 *Juglans cinerea* L. fossilis, Pliozän von Frankfurt. 2 *Carya alba* NUTT. fossilis, Pliozän von Frankfurt. 3, 4 *Folliculites Kaltennordheimensis* ZENK. 3 in  $\frac{3}{4}$ , 4 in  $\frac{3}{1}$  d. nat. Gr., Miozän der Wetterau. (Nach KINKELIN, GEYLER, ENGELHARDT und POTONIÉ.)

existierten noch im Pliozän Europas (Fig. 283, 2). *Pterocarya* KNTH., heute in wenigen Arten auf Transkaukasien, China und Japan beschränkt, ist in mehreren tertiären Arten aus Nordamerika, Grönland, Europa und Kleinasien durch Blätter und Früchte bekannt und war in Südfrankreich bis ins Pliozän erhalten (Fig. 282, 3). *Engelhardtia* LESCHEN., heute in Indien, im indischen Archipel und Japan, ist in mehreren Arten durch Blätter und Früchte vielerorts im europäischen und nordamerikanischen Oligozän und Miozän vertreten (Fig. 282, 4).

## Reihe Fagales.

Fam. Betulaceae. Abgesehen von einigen unsicheren zu *Betula* L. und *Alnus* L. gestellten Blattresten aus der nordamerikanischen Kreide ist die Familie sicher seit dem Eozän mit den genannten beiden Gattungen vertreten; im Oligozän treten *Carpinus* L., *Ostrya* SCOP. und

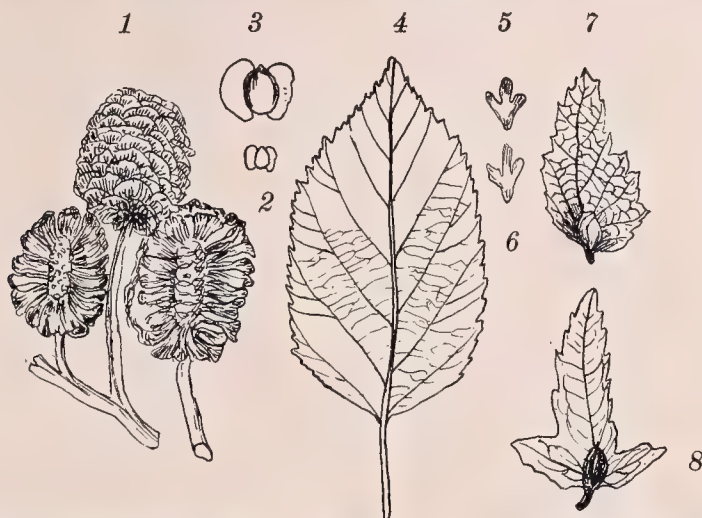


Fig. 284. 1 *Alnus Kefersteinii* GÖPP., Miozän. 2—6 *Betula prisca* ETT., Miozän, 2, 3 Früchte, 3 vergr. 2: 1, 4 Blatt, 5, 6 Zapfenschuppen. 7 *Carpinus Neilreichi* KÓV., Miozän. 8 *Carpinus grandis* UNG., Oligozän und Miozän. (Nach UNGER, ETTINGSHAUSEN, KÓVATS.)

*Corylus* L. auf, und alle Gattungen besitzen in der mittleren Tertiärzeit eine formenreiche Verbreitung über das ganze zirkumpolare Gebiet. Ihr Vorhandensein ist sichergestellt durch charakteristische Früchte und Fruchtstände sowie Cupulae der Coryleen neben sehr zahlreichen Blattresten. Viele Formen stehen heute lebenden sehr nahe. Arten wie *Alnus Kefersteinii* GÖPP., *Betula prisca* ETT., *Corylus Mac Quarrii*



Fig. 285. *Betula nana* L., Glazial von Lütjen-Bornholt (nach WEBER).

FORB. sp., *Carpinus grandis* UNG. gehören zu den häufigsten Pflanzenfunden in tertiären Schichten Europas und des ganzen Nordens (Fig. 284, 285 und 286, 2, 3).

Fam. Fagaceae. Die Gattung *Fagus* L. wird in mehr als 20 Formen aus der Kreide und dem Tertiär Eurasiens, Nordamerikas und der Polarländer beschrieben; die ältesten sind *F. polyelada* LESQU. in der Dakotakreide Nordamerikas und *F. prisca* ETT. im sächsischen Ceroman.

Während der Tertiärzeit treten im ganzen genannten Gebiete zwei Gruppen von Buchenblattformen auf: die eine mit zahlreichen Sekundär-

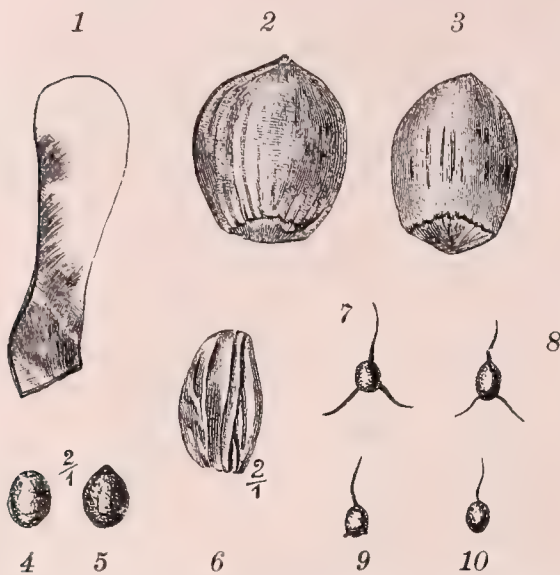


Fig. 286. 1 *Acer campestre* L. 2—3 *Corylus avellana* L. 4—5 *Brasenia purpurea* (MICHX.) CASP., Samen vergr. 2 : 1. 6 *Ilex aquifolium* L. 7—10 *Ceratophyllum* sp., aus dem diluvialen Torflager von Klinge. (Nach NEHRING, POTONIÉ.)

nerven (*F. polyclada* LESQU. — *Antipofi* HEER — *castaneaefolia* HEER — *pristina* SAP. — *ferruginea* AIT.); die Form *F. ferruginea* tritt während des Miozäns noch von Mitteleuropa (Südfrankreich, Mark Brandenburg) bis zum Altai und Ostasien auf, während sie gegenwärtig auf Nordamerika beschränkt ist; die andere Gruppe mit geringerer Nervenzahl (*F. prisca* ETT. — *Feroniae* UNG. — *Deucalionis* UNG. — *Marsilii* MASS. — *pliocenica* SAP. — *silvatica* L. — *japonica* MAX.) überwiegt während der Tertiärzeit in Europa, ist häufig im arktischen und asiatischen Tertiär, seltener in Nordamerika. Von den lebenden Arten nicht zu

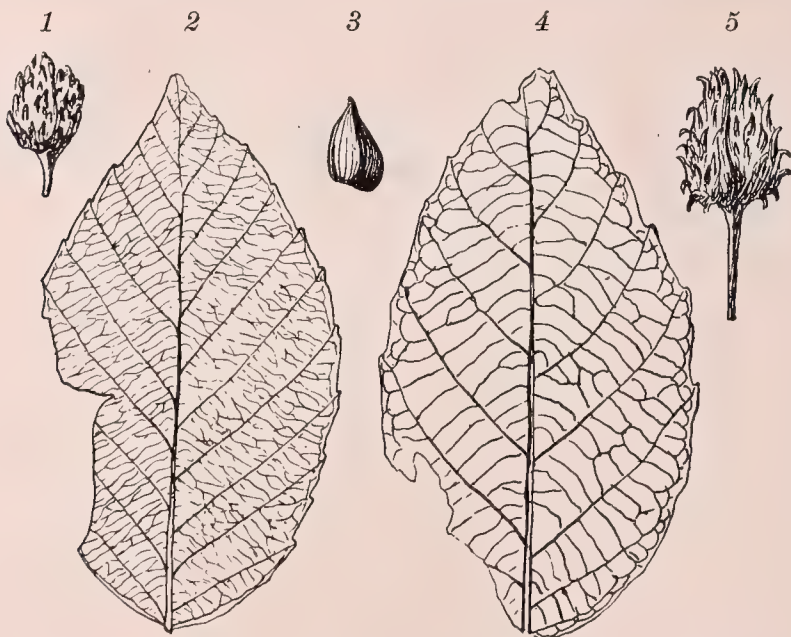


Fig. 287. 1, 2 *Fagus ferruginea* AIT. *miocenica*, Miozän von Senftenberg. 3 *Fagus intermedia* ETT., Alumbay. 4 *Fagus Feroniae* UNG., Miozän Böhmens. 5 *Fagus pliocenica* SAP., Cantal. (Nach ETTINGSHAUSEN, SAPORTA u. Original).

unterscheidende Blattreste sind von *F. silvatica* aus pliozänen und quartären Lagerstätten Oberitaliens und von *F. japonica* aus dem Pliozän Japans bekannt (Fig. 287). Neben vielen Blattresten beweisen verschiedene



Cupulae und Früchte das Vorkommen fossiler Buchen. Aus der Kreide und dem Tertiär Australiens und Neuseelands, aus dem Tertiär Chiles, der Magellansländer und der Seymour-Insel sind Buchenblätter bekannt, die zum Teil zu *Fagus* L., zum Teil zu *Nothofagus* BLUME Beziehungen haben.

Fossile Arten von *Quercus* L. sind in außerordentlich großer Zahl aus Kreide- und Tertiärschichten angegeben worden, zumeist Blätter, selten Blüten (im Bernstein) und Früchte. Von einer sicheren Deutung der vielen beschriebenen Arten sind wir noch weit entfernt; die kritische Sichtung des Materiales ist durch die uns bei den Blättern rezenter Eichen bekannte große Variationsfähigkeit reichlich erschwert. Die ältesten der Gattung zugeschriebenen Blattreste entstammen der unteren

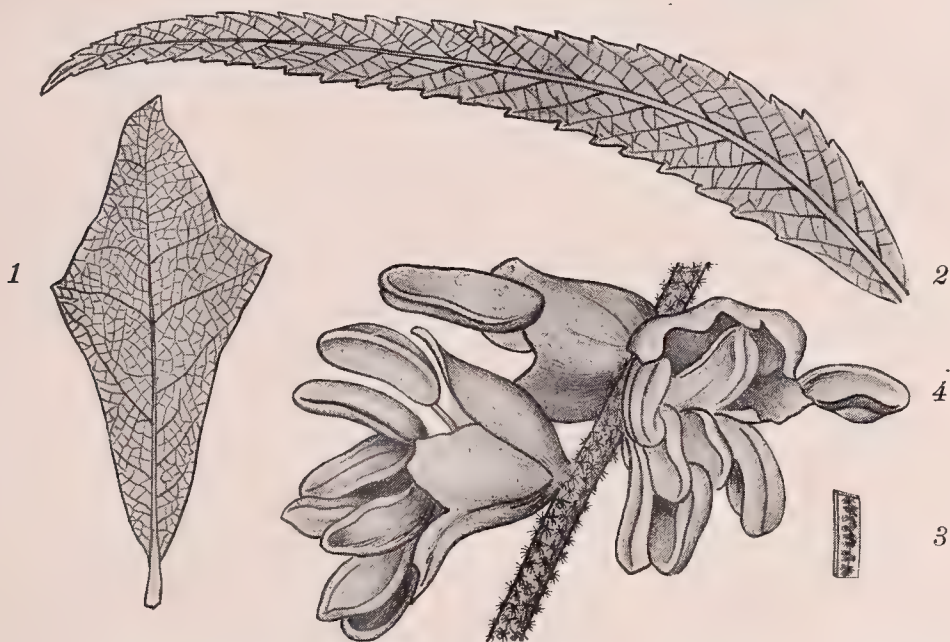


Fig. 288. 1 *Quercus oligodonta* SAP., Oberoligozän von Armissan. 2 *Dryophyllum Devalquei* SAP. et MAR., Eozän von Gelinden. 3, 4 *Quercus piligera* CASP., Bernstein, 4 vergr. 6:1. (Nach SAPORTA, MARION, CONWENTZ.)

Kreide Nordamerikas; ihnen schließen sich andere aus höheren Kreidehorizonten Nordamerikas, Grönlands und Mitteleuropas an; verschiedene Eichen bietet das Eozän; im Oligozän und Miozän Europas und der Polarländer besitzen sie eine reiche und weitverbreitete Formenfülle (Fig. 288, 1, 3, 4, 289, 1 und 290, 1, 2, 3), um im Pliozän Europas mehr und mehr zurückzutreten. Auch das Tertiär von Australien hat Eichenreste überliefert. Die Blätter der Kreide-Eichen sind zumeist mit denen tropisch-asiatischer und mittelamerikanischer Arten zu vergleichen. Im Beginn der Tertiärzeit überwiegen in Europa südasiatische, mittel- und nordamerikanische Formen, die allmählich zurücktreten und von europäischen Formen abgelöst werden. Vertreter der Sektionen *Robur*, *Tozza*, *Infectoria* erscheinen in Mitteleuropa während des Miozäns; im

Pliozän Frankreichs und Südeuropas treten von rezenten Mittelmeereichen kaum unterscheidbare Formen auf. Als *Dryophyllum* DEB. (Fig. 288, 2) werden verschiedene Blätter aus der jüngeren Kreide (seit dem Cenoman) und den älteren Tertiärschichten (besonders dem Unteroligozän) Europas und Nordamerikas vereinigt, die mit den Blättern mancher *Quercus* und *Castanea*-Arten große Ähnlichkeit besitzen und wahrscheinlich zu den Castaneen gehören. Von *Castanea* L. sind eine Anzahl im Tertiär weit verbreiteter Arten beschrieben worden, wie *C. intermedia* LESQU. (zu vergleichen mit der rezenten *C. pumila* MILL.)

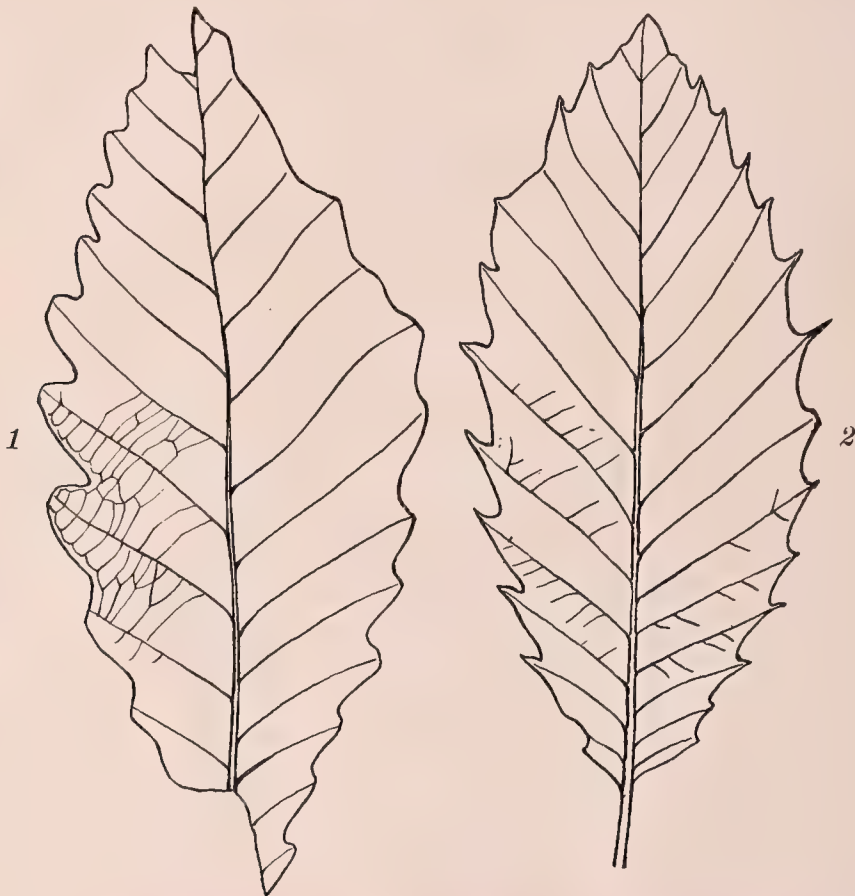


Fig. 289. 1 *Quercus pseudocastanea* GÖPP., Miozän. 2 *Castanea atavia* UNG., Miozän.

im westlichen Nordamerika, *C. atavia* UNG. (der lebenden *C. vesca* GAERTN. nahestehend) im Tertiär Nordamerikas, Alaskas, Sachalins, Japans und Europas. Ihre Reste sind Blätter, Blüten (im Bernstein) und Früchte (Fig. 289, 2, 290, 4, 5)). Zu *Castanopsis* SPACH. werden aus dem Tertiär von Java, Sumatra, Borneo und Australien und dem nordamerikanischen Pliozän einige Blattreste gestellt. Für die *Castaneae* bilden vielleicht niedrigorganisierte Formen von *Pasania* MIQ. den Ausgangspunkt ihrer Entwicklung, die vermutlich vom südostasiatischen Inselgebiete aus erfolgte; fossil ist *Pasania* MIQ. aus dem Tertiär Südchinas bekannt.

## Reihe Urticales.

Fam. Ulmaceae. Reste der Gattungen *Ulmus* L., *Zelkova* SPACH. und *Celtis* L., durch charakteristische Blätter und Früchte sichergestellt, gehören zu den häufigen Funden in tertiären Ablagerungen. *Ulmus* L., zweifelhaft für das Eozän, ist seit dem Oligozän sicher vorhanden gewesen; Blätter und Früchte verschiedener Arten sind im europäischen und



Fig. 290. 1 *Quercus primordialis* LESQU., Nebrascakreide. 2 *Ou. neriifolia* A. BR., Miozän der Schweiz. 3 *Qu. cruciata* A. BR., Miozän der Schweiz. 4, 5 *Castanea atavia* UNG., Oligozän Böhmens. 6—8 *Cratopleura holsatica* WEB., Interglazial Holsteins, 8 vergr. 5:1. 9 *Philadelphus tertiarius* MENZ., Niederrhein. Miozän. 10 *Saxifragaceae-carpum bifolliculare* MENZ., Niederrhein. Miozän. 11 *Hamamelidanthium succineum* CONW., baltischer Bernstein, 12 vergr. 8:1. (Nach LESQUEREUX, HEER, ENGELHARDT, WEBER, CONWENTZ.)

kleinasiatischen Tertiär verbreitet (Fig. 291, 1—4); Ulmen existierten zur Tertiärzeit in Grönland, Grinnell-Land, auf Sachalin, in Alaska wie in Kalifornien; sie fehlten nicht in Japan. *Zelkova* SPACH. bietet in *Z. (Planera) Ungerii* KÓV. eine der verbreitetsten Arten unter den oligozänen und miozänen Pflanzen in Europa, Nordasien und dem arktischen Gebiete (Fig. 291, 5); andere Arten entstammen dem Tertiär Nordamerikas,

dem Pliozän Japans und Südfrankreichs. *Celtis* L., im europäischen Oligozän und Pliozän, besonders aber im Miozän durch Blätter und Früchte sicher in mehreren Formen nachgewiesen, ist auch im Tertiär Nordamerikas und Japans vertreten. Eine fossile *Aphananthe* PLANCH. ist aus dem japanischen Tertiär bekannt.

Fam. Moraceae. Die Gattung *Morus* L. ist im Pliocän Südfrankreichs durch Blattreste vertreten. *Artocarpus* FORST. hat mit *A. Dicksoni* NATH. (Fig. 292) im Cenoman Grönlands sichere Reste (Blatt, Scheinfrucht, männliche Blüte) hinterlassen; unsicher sind Fruchtreste der Gattung im Miozän von Oeningen, von zweifelhafter Zu-

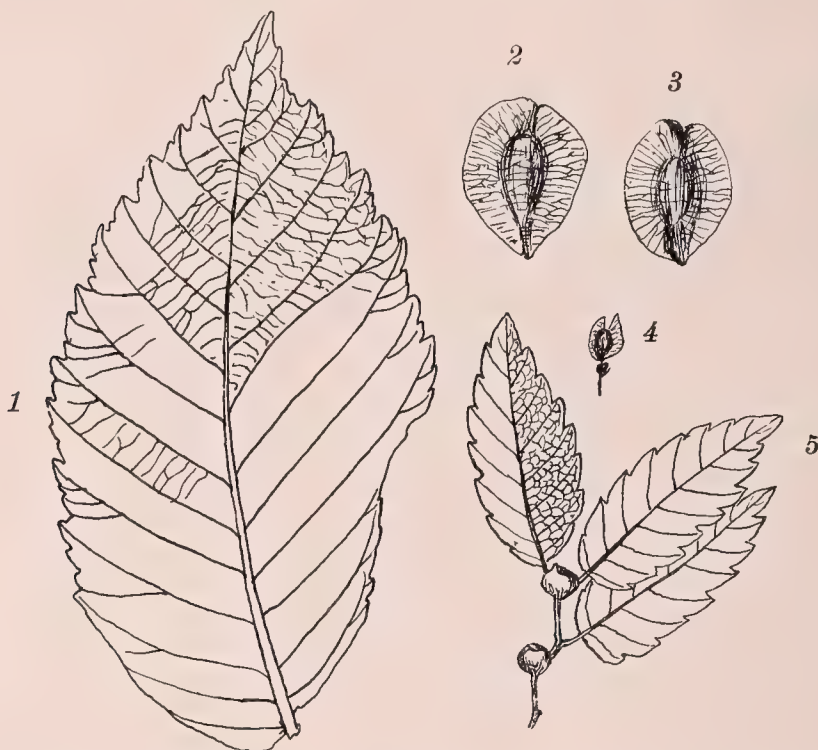
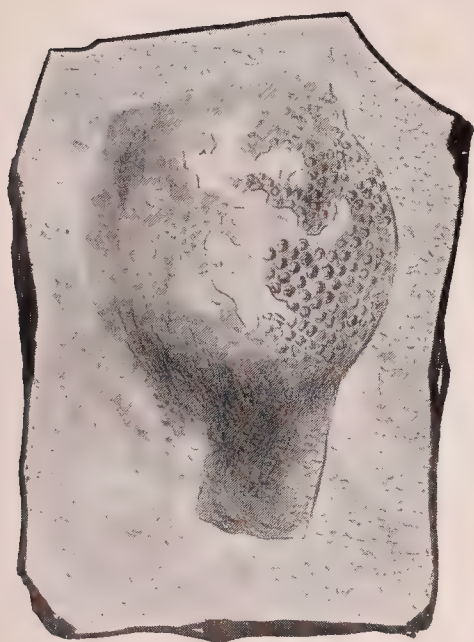


Fig. 291. 1 *Ulmus carpinoides* GÖPP., Miozän von Senftenberg. 2, 3 *Ulmus Bronnii* UNG., Miozän von Bilin. 4 *Ulmus Braunii* HEER, Miozän von Bilin. 5 *Zelkova Ungerii* KÓV., Oligozän-Pliozän. (Nach ETTINGSHAUSEN, UNGER und Original.)

gehörigkeit die als *Artocarpidium* UNG. und *Artocarpoides* SAP. beschriebenen tertiären Reste.

Wenn auch für manche der sehr zahlreichen fossilen als *Ficus* L. oder *Ficophyllum* FONT. beschriebenen Blattreste die Deutung unsicher ist, so stimmen doch ohne Zweifel viele dieser Reste mit rezenten Vertretern der überaus formenreichen und weit verbreiteten Gattung überein. Neben zweifelhaften *Ficophyllum*-Resten der unteren Kreide Nordamerikas werden *Ficus*-Blätter von der jüngeren Kreide an aus Nordamerika, Grönland und Europa angegeben; im Tertiär Nordamerikas und Europas treten solche bis ins Miozän in zahlreichen Formen und zum Teil weit verbreitet (wie *F. tiliaefolia* HEER, Fig. 293) auf; ebenso war die Gat-

tung im Eozän Nordafrikas und im Tertiär der Malayischen Inseln und Australiens vorhanden. Für *F. carica* L. beweisen Blätter und Frucht-



1

Fig. 292. *Artocarpus Dicksoni* NATH., Kreide Grönlands, 1 Scheinfrucht ( $\frac{2}{3}$ ), 2 Blatt ( $\frac{1}{3}$ ). (Nach NATHORST.)



2

stände aus quartären Ablagerungen Frankreichs und Italiens die frühe Existenz der Art. Zweifelhaft ist die Zugehörigkeit zur Familie M. bei den fossilen Gattungen *Eremophyllum* LESQ. und *Anisophyllum* LESQU. aus der jüngeren Kreide Nordamerikas und *Protoficus* SAP. aus dem Eozän Frankreichs.

Fam. Urticaceae. Zur Familie zu rechnen ist wahrscheinlich *Forskohleanthium* CONW. (Blüte im Bernstein), zweifelhaft ist die Familienzugehörigkeit der fossilen Gattungen: *Ettingshausenia* STIEHLER im sächsischen Cenoman (vielleicht eine Hamamelidacee), *Macclintockia* HEER aus Kreide bis Miozän (auch zu den Menispermaceen gerechnet), *Protophyllum* LESQU. und *Aspidiophyllum* LESQU. aus der amerikanischen Kreide (letztere

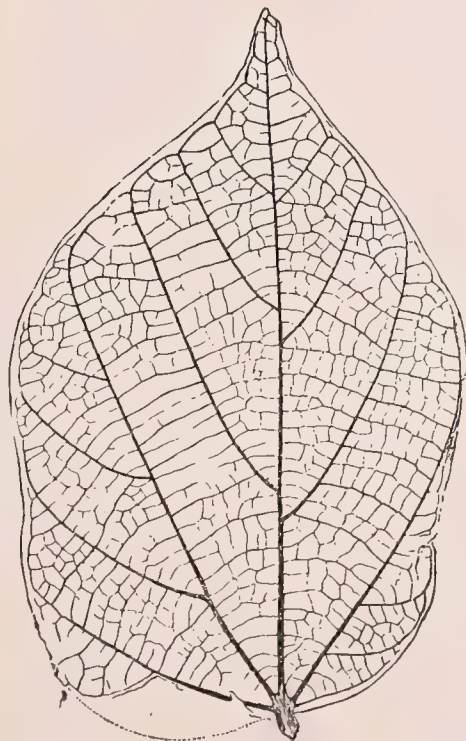


Fig. 293. *Ficus tiliaefolia* (A. BR.) HEER, Miozän (nach HEER, aus SCHENK).

beide mit *Credneria* ZENK. auch zu den Platanaceen, Menispermaceen oder zu *Pterospermum* SCHREB. gestellt).

### Reihe Proteales.

Fam. Proteaceae. Als P., und zwar zumeist australischer und kapländischer Verwandtschaft, sind früher außerordentlich viele Blatt- und Fruchtreste aus der Kreide und dem Tertiär Europas und Nordamerikas und anderer Gebiete beschrieben worden, die mit Ausnahme einiger weniger fossiler Blätter aus dem Tertiär Australiens und der Seymourinsel nicht als beweisend für das fossile Vorkommen der Familie gelten können. Ein Teil der angeblichen fossilen P.-Blätter ist mit Recht mit *Myrica* L. vereinigt worden, manche sind als Farnreste erkannt worden; die vermeintlichen fossilen P.-Früchte können den verschiedensten Familien (Koniferen, Meliaceen, Sapindaceen, *Fraxinus* u. a.) angehören.

### Reihe Santalales.

Fam. Loranthaceae. Blättertragende Ästchen und Blütenreste zweier Arten von *Patzea* CASP. aus dem Bernstein erscheinen verwandt mit *Arceuthobium* M. BIEB. Blattreste von *Loranthus* L. und *Viscum* L. stammen aus dem europäischen Miozän und Pliozän. Aus dem Tertiär von Ecuador und Chile sind Blätter bekannt, die zu *Phoradendron* NUTT. und *Psittacanthus* MART. gezogen werden.

Fam. Santalaceae. Der Familie zuzurechnen sind die als *Theisianthium* CONW. und *Osyris* L. beschriebenen Blütenreste des Bernsteins. Zweifelhaft sind die tertiären Blatt- und Zweigreste, die zu *Santalum* L., *Osyris* L., *Exocarpus* LABILL., *Leptomeria* R. BR. gestellt wurden.

Fam. Olacaceae. Zur Familie O. wird ein Fruchtest aus dem Bernstein (*Ximenia gracilis* CONW.) gezogen.

### Reihe Aristolochiales.

Fam. Aristolochiaceae. Von *Aristolochia* L. sind Blätter und Fruchtreste aus der Kreide Böhmens und Nordamerikas wie aus verschiedenen Stufen des europäischen Tertiärs angegeben, die Blättern und Früchten lebender A. recht ähnlich sind, eine eindeutige Zuweisung aber nicht gestatten.

### Reihe Polygonales.

Fam. Polygonaceae. Von *Polygonum* L. werden Blüten und Früchte aus dem Tertiär Spitzbergens, von Oeningen, aus dem Bernstein, dem Pliozän des Maintales und dem japanischen Pliozän angeführt. Fraglich ist die Zuweisung von Blattresten aus dem Tertiär Mitteleuropas und Nordamerikas zu *Coccoloba* L.

### Reihe Centrospermae.

Fam. Chenopodiaceae. Neben mangelhaft begründeten Blattresten aus dem französischen Oligozän belegen das Vorkommen der Familie im Tertiär Fruchtreste von *Salsola* L. (Oeningen und Spitzbergen) und geflügelte Früchte von *Atriplex* L. (Menat, Frankreich).

Fam. Nyctaginaceae. Von *Pisonia* PLUM. sind Blätter aus der Kreide Böhmens und dem europäischen Tertiär bekannt gegeben, aus dem Tertiär Nordamerikas eine Art mit Früchten, die mit denen lebender Arten übereinstimmen. Zu *Abronia* JUSS. wird von LAURENT ein Teil der Flügelfrüchte aus dem europäischen Tertiär gestellt, die von anderen als Ulmenfrüchte angesehen werden.

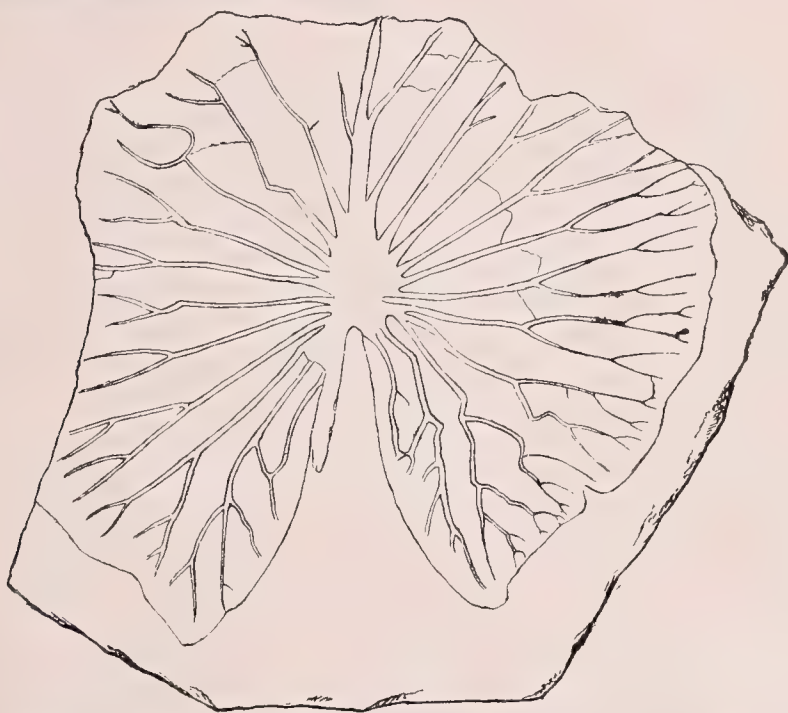


Fig. 294. *Nymphaeites rhoenensis* KURTZ, Miozän von Sieblos in der Rhön. (Nach KURTZ.)

### Reihe Ranales.

Fam. Nymphaeaceae. Vertreter der Familie gehören mit Rhizomen, Blättern, Früchten und Samen zu häufigen und sicher deutbaren Fossilfunden in den Schichten von der unteren Kreide bis ins Diluvium.

Zu *Nelumbo* ADANS. (*Nelumbium* JUSS.) zählen mehrere Arten aus der oberen Kreide Nordamerikas, Grönlands und Südfrankreichs und aus dem Oligozän und Miozän Mitteleuropas. *Brasenia* SCHREB. tritt mit Blattresten in der oberen Kreide Kanadas und (als *Braseniopsis* SAP.) in der älteren Kreide Portugals auf (Fig. 286, 4, 5). Im Tertiär (Südfrankreich, Wetterau, Maintal, Dänemark) und Quartär (Schweiz, Brandenburg, Schleswig-Holstein, Dänemark, Rußland) ist die Gattung durch Samen vertreten, die, als *Holopleura* CASP. und *Cratopleura* WEB. (Fig. 290, 6—8) beschrieben, nicht wesentlich von den Samen der lebenden

*B. purpurea* MCHX. verschieden sind und das frühere Vorhandensein der heute allen außereuropäischen Erdteilen angehörenden Gattung auch in Europa beweisen. *Nymphaea* SM. tritt mit verschiedenen Arten im Tertiär Spitzbergens und Grinnell-Lands und im Oligozän und Miozän Nord- und Mitteleuropas auf. *N. Lotos* L. ist aus quartären Ablagerungen der hohen Tatra bekannt. *Nuphar* SM. ist mit Samen im europäischen Diluvium vertreten. Die durch eigentümlichen Bau des Rhizoms und durch bei der Reife in ellipsoide Segmente zerfallende Frucht ausgezeichnete fossile Gattung *Anoectomeria* SAP. ist aus dem Oligozän und Miozän Frankreichs, der Schweiz und Österreichs bekannt. Als *Nymphaeites* STBG. werden nicht näher deutbare Rhizome, Blätter

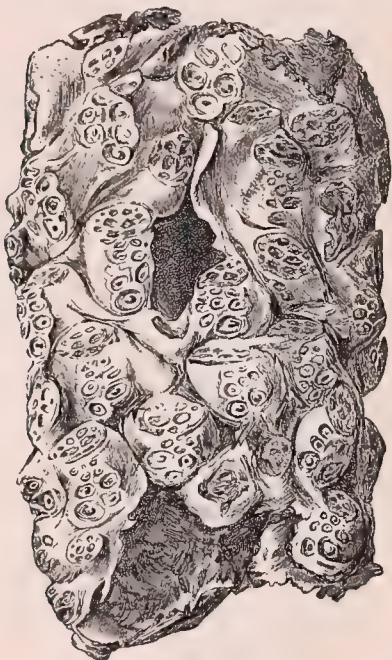


Fig. 295. *Nymphaeites Ludwigi* CASP., Rhizom. Miozän der Wetterau (Nach CASPARY aus SCHENK).

(Fig. 294 u. 295) und Fruchtreste aus dem arktischen und europäischen Tertiär beschrieben, die wahrscheinlich zu den *N.* gehören. Aus tropischen Gebieten ist eine fossile *N.* aus der Kreide des Tschadsees bekannt.

Fam. Ceratophyllaceae. Von *Ceratophyllum* L. sind beblätterte Stengel aus französischem Oligozän und steirischem Miozän und charakteristische Früchte aus verschiedenen tertiären und diluvialen Fundstätten (Fig. 286, 7—10) mitgeteilt.

Fam. Magnoliaceae. Von *Magnolia* L. sind zahlreiche fossile Arten beschrieben worden. Ihre ältesten Reste aus der unteren Kreide Portugals sind zweifelhaft; sicherer ist die Gattung seit der mittleren Kreide in Nordamerika und Europa und im Tertiär Nordamerikas, der

Polarländer, Europas und Japans mit Blättern und z. T. gut erhaltenen Fruchtständen vertreten, die zumeist denen der lebenden *M. grandiflora* L. nahestehen. Den Gattungen *Talauma* JUSS. und *Michelia* L. verwandte Blattreste sind als *Magnoliastrum* GÖPP. aus dem Tertiär Javas beschrieben worden. *Liriodendron* L., in mehreren Formen mit Blättern in der nordamerikanischen Kreide (Fig. 296, 1, 2), zweifelhaft in der Kreide Böhmens und Mährens, bietet weitere Formen im Tertiär Europas, Islands, Grönlands und Sibiriens, die zum Teil auch von Früchten begleitet sind. Von *Drimys* FORST. liegt eine tertiäre Art von der Seymour-Insel vor. Zu *Illicium* L. werden zweifelhafte Blattreste des böhmischen Cenoman und besser begründete Blätterfunde im Tertiär Nordamerikas und Englands sowie eine Frucht aus dem Pliozän Australiens gestellt.



Fam. Trochodendraceae. *Cercidiphyllum* S. et Z. ist fossil im Pliozän Japans nachgewiesen.

Fam. Anonaceae. Verschiedene Blattreste und einzelne Samen, zu *Anona* L. und *Asimina* ADANS. gezogen, auch Früchte, mit *Xylophia* L. verglichen, sind aus der Kreide Nordamerikas und dem Tertiär Chiles, Nordamerikas und Europas beschrieben — in ihrer Deutung aber zweifelhaft.

Fam. Myristicaceae. Zweifelhafte M.-Reste werden aus dem Tertiär von Borneo, von Chile und Ecuador angegeben; *Knema*-ähnliche Blattreste aus dem hessischen Tertiär.

Fam. Ranunculaceae. Blätter von *Clematis* L. aus dem Pliozän Japans und Schließfrüchte von *Clematis* L. und *Ranunculus* L. aus dem europäischen Miozän gehören wahrscheinlich zu den R. Unsicher sind die als *Helleborites* HEER beschriebenen Fruchtreste aus dem Miozän Spitzbergens, ebenso unsicher ist, ob die als *Dewalquea* SAP. et MAR. beschriebenen Blätter aus der oberen Kreide Grönlands, Aachens und Böhmens und aus dem belgischen Eozän zu *Helleborus* L. Beziehungen haben (Fig. 296, 3).

Fam. Berberidaceae. Verschiedene Blattreste aus dem Oligozän und Miozän Frankreichs und der Schweiz sind als zu *Berberis* L. gehörig anzuerkennen. *Berberis*-ähnliche Blätter sind auch im Tertiär der Magellansländer entdeckt worden.

Fam. Menispermaceae. Als *Menispermites* LESQU. wurden mehrere Blattreste aus der Kreide Nordamerikas und Grönlands bezeichnet. *Menispermum* TOURN. ist im französischen Tertiär vertreten. Mit *Cocculus* DC. verwandte Formen wurden als *Cocculites* HEER und *Cocculophyllum* VEL. aus der Kreide Böhmens, dem Tertiär Grönlands und dem französischen Eozän beschrieben; *Cocculus* DC. selbst ist aus dem Pliozän Frankreichs bekannt. Unter dem Namen *Rhytidocaryon* beschreibt FR. v. MÜLLER Früchte aus dem Pliocän von Neu-Südwaes. Die bei den Urticaceen aufgeführte Gattung *Macclintockia* HEER wird von einigen Autoren zu den M. gezählt.

Fam. Monimiaceae. Zweifelhafte Blattreste aus dem Eozän und Oligozän Österreichs und Frankreichs werden zu mehreren Gattungen der Familie gestellt; mehr Wahrscheinlichkeit besitzt die Deutung der Früchte von *Laurelia rediviva* UNG. von Radoboj. Aus dem Tertiär der Seymour-Insel werden Reste von *Laurelia* JUSS. und *Mollinedia* R. et P. erwähnt.

Fam. Lauraceae. Lauraceenreste gehören zu den häufigsten Vorkommnissen unter den Kreide- und Tertiärpflanzen, und zwar liegen Blätter, Blüten, Früchte und Hölzer vor. Als ältester Vertreter erscheint ein *Sassafras* NEES (Fig. 296, 5) in der unteren Kreide Nordamerikas, dem sich in der jüngeren Kreide Amerikas, Grönlands

und Europas weitere Formen dieser Gattung, ferner von *Laurus* L., *Persea* GAERTN., *Oreodaphne* NEES, *Cinnamomum* BL. anschließen. Gestaltenreicher treten L. in den Abschnitten des Tertiärs auf; im Miozän



Fig. 296. 1 *Liriodendron simplex* NEWB., Kreide Nordamerikas. 2 *Liriodendron Meekii* HEER, Kreide Grönlands. 3 *Dewalquea coriacea* VEL., Cenoman Böhmens. 4 *Laurus primigenia* UNG., Miozän. 5 *Sassafras progenitor* NEWB., Kreide Nordamerikas. (Nach NEWBERRY, HEER, VELENOVSKY, PILAR.)

waren zahlreiche Formen amerikanischer, indischer und ostasiatischer Verwandtschaft in Nordamerika, Europa und Ostasien vertreten, während im Grönländischen Miozän nur noch *Sassafras* NEES erhalten war. Im Pliozän ist die Familie in Europa bis auf laubabwerfende Arten von *Sassafras* und *Lindera* THBG., Arten von *Apollonias* NEES, *Oreodaphne* NEES, *Persea* GAERTN. und *Laurus nobilis* L. und *L. canariensis* WEBB. verschwunden, welche letzteren beide mit *Ocotea foetens* BAILL. noch aus quartären Schichten Südeuropas und Madeiras bekannt sind. Lauraceenreste aus verschiedenen Gattungen sind ferner in der Kreide Madagaskars und im Tertiär von Java, Sumatra, Borneo, Australien entdeckt worden, und in tertiären Ablagerungen von Chile, Kolumbien und Ecuador sind Reste von L. südamerikanischer Verwandtschaft erhalten; zweifelhafte L.-Blattreste aus dem Tertiär der Seymour-Insel.



Fig. 297. 1 *Cinnamomum Scheuchzeri* HEER, Oligozän-Miozän. 2 *Cinnamomum prototypum* CONW., vergr. 7:1, Bernstein. (Nach HEER, CONWENTZ.)

*Cinnamomum* BL. tritt vereinzelt in der Kreide Nordamerikas und Grönlands auf, und zwar in Nordamerika mit einem besonderen Typus, der mit dem Ende der Kreide erlosch. Im Tertiär Nordamerikas und der arktischen Länder ist die Gattung nicht sicher nachgewiesen. Außerordentlich häufig und in der Blattform vielgestaltig ist sie während der Tertiärzeit bis zum Miozän in Europa, wo sie Blätter, beblätterte Zweige, Blüten und Früchte hinterlassen hat (Fig. 297); während des Pliozäns behauptete sie sich nur in einem kleinen Gebiete Südeuropas; die tertiären C.-Arten Europas entsprechen in der Hauptsache den lebenden *C. Camphora* NEES. und *C. pedunculatum* NEES, neben denen nur wenige Reste anderer Verwandtschaft erhalten sind. Die fossilen C. Japans und Südostasiens gehören in die Verwandtschaft derselben

beiden genannten rezenten Arten. Die wenigen C.-Arten des australischen Tertiärs sind zum Teile zweifelhaft.

Von *Persea* GÄRTN. werden verschiedene, insbesondere tertiäre Fossilreste angegeben, deren Gattungszugehörigkeit nicht durchgängig gesichert ist. *Ocotea* AUBL. (*Oreodaphne* NEES) liegt in einzelnen Blattresten aus der Kreide, häufiger mit Blättern und Früchten aus tertiären bis quartären Schichten vor. Weitere tertiäre Blattreste werden den Gattungen *Phoebe* NEES und *Nectandra* ROLAND zugezählt. Die Blüte von *Trianthera* CONW. aus dem Bernstein schließt sich an *Eusideroxylon* T. et B. an. *Sassafras* NEES ist in mehreren Arten aus der nordamerikanischen und arktischen Kreide erhalten (Fig. 296, 5), weniger zahlreich aus dem Tertiär, tritt aber noch im Pliozän Süd-Europas auf. *Actinodaphne* NEES und *Litsea* LAM. sind mit Blattresten im Tertiär Europas und Nordamerikas, *Litsea* auch im Eozän von Nordafrika und Tertiär von Tonkin, *Apollonias* NEES im Pliozän und Quartär Südeuropas vertreten. Zu *Lindera* THBG. (*Benzoin* NEES) sind mit guter Begründung verschiedene Blattreste aus dem Miozän und Pliozän Europas und Japans gestellt worden. *Laurus* L. tritt mit den beiden lebenden Arten *L. nobilis* L. u. *L. canariensis* WEBB. im Pliozän und Quartär Südeuropas auf (Fig. 296, 4). Zahlreiche Blattreste sind seit der Kreide unter der Sammelgattung *Laurus* beschrieben worden, von denen ein guter Teil sicher den L. zuzurechnen ist, soweit ein guter Erhaltungszustand das charakteristische Netz der feinsten Nervenverteilung erkennen läßt; manche dieser Blätter lassen freilich auch andere Deutungen zu. Als *Daphnogene* UNG., *Daphnophyllum* HEER, *Laurophyllum* GÖPP. sind verschiedene Blattreste von lauraceenartigem Habitus bezeichnet worden, die zumeist dem älteren Tertiär entstammen.

### Reihe Rhoadales.

Fam. Cruciferae. Von Cruciferen werden einige Früchte und Samen aus dem Tertiär von Oeningen und der Wetterau angeführt, die zu den C. gehören können.

Fam. Capparidaceae. Fossile Fruchtreste aus dem Tertiär Australiens wurden als *Plesiocapparis* F. v. MÜLL. und *Dieune* F. v. MÜLL. beschrieben, bei denen die Zugehörigkeit der ersteren zu den C. wahrscheinlich, die der zweiten unsicher ist.

Fam. Papaveraceae. Eine Frucht, *Papaverites* FRIEDR., aus dem Tertiär der Provinz Sachsen ist wahrscheinlich recht als P. gedeutet.

### Reihe Rosales.

Fam. Saxifragaceae. Als sichere Fossilreste der Familie sind anzusehen Blüten von *Stephanostemon* CASP. und *Adenanthemum* CASP. sowie Staubblätter von *Deutzia* THBG. aus dem Samländischen Bernstein. Blattreste von *Deutzia* THBG. werden aus dem Pliozän (oder Quartär)

Japans beschrieben. Von *Philadelphus* L. liegt eine Frucht aus dem rheinischen Miozän vor (Fig. 290, 9); Blattreste dagegen, die als *Philadelphus* L. und *Hydrangea* L. aus dem europäischen Tertiär beschrieben wurden, sind zweifelhaft, ebenso die Zugehörigkeit von Kelchresten aus dem Steirischen Tertiär zu *Hydrangea* L.

Als *Saxifragaceae* M. sind zweifächerige Balgkapseln aus dem rheinischen Miozän beschrieben (Fig. 290, 10). In postglazialen Schichten sind Reste von *Saxifraga* L. überliefert.

Fam. Cunoniaceae. Nicht wenige Blattreste aus dem Tertiär Nordamerikas, Grönlands und Europas sind zu *Belangeria* CAMB., *Ceratopetalum* SMITH, *Cunonia* L., *Weinmannia* L. und *Callicoma* ANDR. gestellt worden, die zum Teil den Blättern rezenter Arten ähneln, aber nichts Beweisendes für ihre Zugehörigkeit zu den C. bieten. *Caldcluvia* DON. wird aus dem Tertiär der Seymourinsel angeführt.

Fam. Pittosporaceae. Zu den P. gehören die Blütenreste von *Biliardierites* CASP. aus dem Bernstein. Die richtige Deutung verschiedener Blatt- und Fruchtreste von *Pittosporum* BANKS und *Bursaria* CAV. aus dem europäischen Tertiär

ist zweifelhaft, wenschon einige dieser P.-Früchte denen rezenter P. sehr ähneln und die Blätter dem Typus lebender P.-Blätter wohl entsprechen, einem Typus allerdings, der auch bei anderen Familien (z. B. Sapotaceen) anzutreffen ist.

Fam. Hamamelidaceae. Die Familie war in der Kreide- und Tertiärzeit mit den Gattungen *Liquidambar* L., *Hamamelis* L. und *Fothergilla* L. weit über das eurasiatisch-arktisch-nordamerikanische Gebiet verbreitet und ist erst nach der Eiszeit auf ihre heutigen zerstückelten Gebiete eingeschränkt worden. *Liquidambar* L., durch Blätter und Fruchtstände sichergestellt, tritt zuerst im Cenoman Nordamerikas auf; eine eozäne Form folgt im Pariser Becken; weit verbreitet über das atlantische Nordamerika, Grönland und Europa war während des



Fig. 298. *Liquidambar europaeum* A. BR., Miozän der Schweiz. (Nach HEER.)

ganzen Tertiärs und in Italien bis zum Quartär erhalten *L. europaeum* A. BR. (Fig. 298), zwei andere Arten treten im Pliozän des pazifischen Nordamerika und im Pliozän Japans auf. Die *Hamamelis* L. nahe verwandte *Hamamelites* SAP. ist mit Blättern im Cenoman Nordamerikas und im Eozän Belgiens vertreten. *Hamamelis* selbst erscheint im französischen Pliozän, und im Bernsteine beweisen die Blütenreste von *Hamamelidanthium* CONW. die Anwesenheit der Familie (Fig. 290, 11, 12).



Fig. 299. 1 *Platanus laevis* VEL., böhmische Kreide. 2 *Platanus aceroides* GÖPP., Miozän. (Nach VELENOVSKY und HEER).

*Fothergilla* L., zu der zum Teil die fossilen *Parrotia*-Blätter gehören, ist im Tertiär Europas in mehreren Formen vertreten. *Parrotia* C. A. MEY. erscheint im Tertiär Spitzbergens und des Samlandes. *Corylopsis* S. et Z. endlich tritt im Pliozän Japans auf.

Fam. Platanaceae. Die P. sind eine alte Familie, deren Existenz durch Blätter, Blüten und Fruchtstände unzweifelhaft nachgewiesen ist; die älteste Form tritt mit *Platanus primaeva* LESQU. in der Kreide Nordamerikas auf; andere Kreidearten folgen ihr in Nord-

amerika, der Arktis und Europa, denen sich vom Eozän bis ins Pliozän weitere Arten anschließen, deren mehrere über weite Gebiete von Nordamerika, Grönland, Spitzbergen, Island bis Europa verbreitet waren; erst während der Glazialzeit erfolgte die Einschränkung der P. auf ihr heutiges Gebiet (Fig. 299). Die fossile Gattung *Credneria* ZENK., in verschiedenen Formen aus der mittleren und oberen Kreide erhalten, wurde lange als Repräsentant einer ausgestorbenen Familie *Credneriaceae* betrachtet und mit verschiedenen rezenten Familien in Beziehung gebracht (*Urticaceae*, *Moraceae*, *Hamamelidaceae*, *Menispermaceae*, *Tiliaceae*, *Sterculiaceae*, *Vitaceae*); sie gehört nach der Art der Nervenverteilung in den Blattspreiten höchstwahrscheinlich zu den P. und stellt eine primitive Platanenform dar (Fig. 300). Ob *Protophyllum* LESQU. der nordamerikanischen Kreide Beziehungen zu *Credneria* besitzt, muß zurzeit noch dahingestellt bleiben.

Fam. Rosaceae. Zu den R. sind recht viele fossile Reste, meist Blätter, seltener Früchte und Blütenreste, gestellt worden, von denen ein Teil große Übereinstimmung mit den entsprechenden Organen rezenter R. besitzt. Zu *Spiraea* L. gehören wahrscheinlich mehrere Blatt-

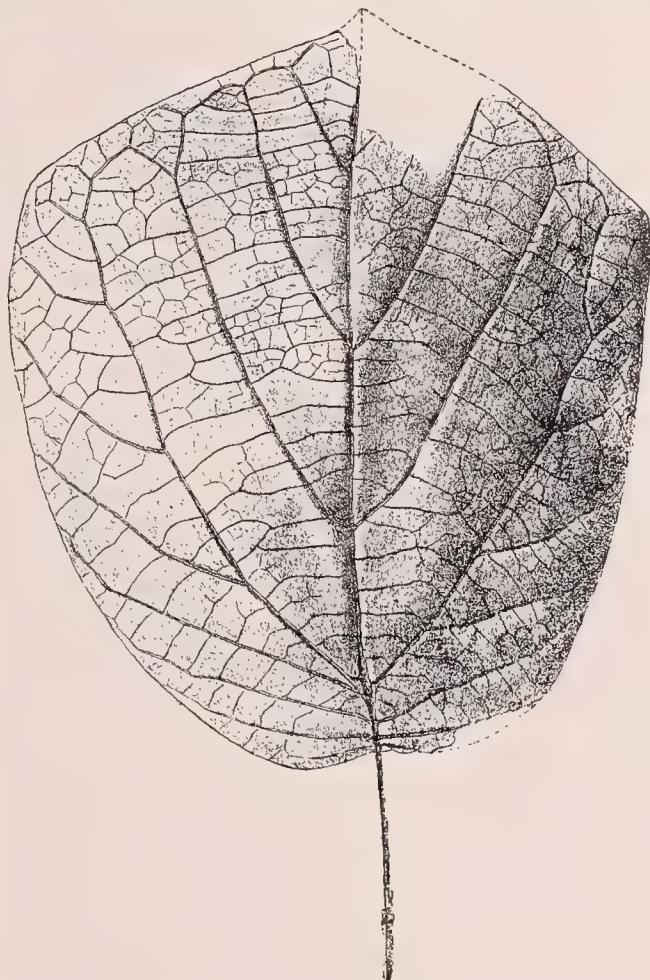


Fig. 300. *Credneria triacuminata* HAMPE, Senon des Harzes,  $\frac{2}{3}$  d. nat. Gr. (Nach POTONIÉ).

reste aus dem Tertiär der Schweiz und Alaskas. Mit *Quillaja* MOL. verwandt sind die Blüten von *Mengea* CONW. aus dem Bernstein. *Cotoneaster* MED. ist mit mehreren Formen in Blättern und weniger sicher in Fruchtresten des europäischen Tertiärs vertreten. Zu *Cydonia* L. und *Pirus* L. werden verschiedene tertiäre Blattreste gestellt. *Raphiolepis* LINDL. ist mit Blättern im böhmischen Miozän angetroffen worden. *Amelanchier* MED. bietet Blattreste im Tertiär Böhmens und Nordamerikas. *Crataegus* L. wird schon aus der Kreide Nordamerikas und Grönlands angeführt und findet sich in zuverlässigen Vertretern im

Tertiär Grönlands, Spitzbergens und Europas. Von *Fragaria* L. liegen unverkennbare Blätter aus dem Miozän Ungarns vor, während zu *F.* gestellte Fruchtreste zweifelhaft sind. *Cercocarpus* H. B. K. wird aus dem Tertiär Kaliforniens angegeben. Verschiedene zu *Rosa* L. gezogene Reste sind unsicher. Das Vorhandensein von *Prunus* L. und *Amygdalus* L. ist durch verschiedene Funde von Blättern und Steinkernen im arktischen, europäischen und sibirischen Tertiär sicher nachgewiesen, wenn auch ein Teil der hierhergezogenen Reste nicht eindeutig bestimmbar ist; auch noch lebende Arten sind fossil bekannt wie *P. Amygdalus* STOKES im böhmischen Miozän, *P. laurocerasus* L. im französischen Pliozän. Die Blattform von *Chrysobalanus* L. wird unter tertiären Blattresten nicht selten angetroffen, und zwar bei Blättern, die unter der Bezeichnung von *Bumelia* SW., *Pittosporum* BANKS und anderen Arten angeführt zu werden pflegen. *Moquilea* AUBL. hat Blattreste im Tertiär Kolumbiens hinterlassen.

Nicht wenige rezente Rosaceen sind in diluvialen Ablagerungen nachgewiesen worden; unter ihnen ist *Dryas* L. zur Bestimmung eines Altershorizontes wichtig (Dryas-Tone).

Fam. Connaraceae. Eine Blüte aus dem Bernstein *Connaracanthium* CONW. stimmt zur Gattung *Rourea* AUBL.

Fam. Leguminosae. Als Leguminosenreste sind außerordentlich viele Fossilien der Kreide und besonders des Tertiärs beschrieben worden. Daß L. vorhanden waren, wird durch das Vorkommen unverkennbarer Hülsen bewiesen, wenschon deren Zuweisung zu bestimmten Gattungen nicht immer möglich ist; viel weniger erlauben die in überwiegender Menge vorliegenden Blattreste, die zum Teil L. angehört haben mögen, eine Gattungsbestimmung. Wahrscheinlich ist, daß im Tertiär Pflanzen aus den drei Abteilungen der Familie existierten, und daß im arktotertiären Gebiete unter ihnen Formen vertreten waren, die heute ihr Verbreitungsgebiet in Nord- und Mittelamerika, Ost- und Mittelasien und den Mittelmeerländern besitzen, während tropische Formen nicht mit Sicherheit zu erkennen sind.

Unterfam. Mimosoideae. Die angegebenen Arten von *Inga* WILLD., *Pithecolobium* MART., *Acacia* WILLD., *Mimosites* BOWB., *Prosopis* L., *Parkia* R. BR. u. a. aus Kreide und Tertiär Europas und Nordamerikas sind sämtlich zweifelhaft, wenn auch auf Grund der fossil erhaltenen Blätter und Hülsen die Möglichkeit des tertiären Vorkommens von *Prosopis*, *Acacia* und *Parkia* in subtropischen Formen nordamerikanischer und mittelamerikanischer Verwandtschaft zuzugeben ist.

Unterfam. Caesalpinioideae. Arten von *Hymenaea* L., *Cercis* L., *Bauhinia* L., *Ceratonia* L., *Cassia* L., *Gleditschia* L., *Gymnocladus* LAM., *Parkinsonia* L., *Caesalpinia* L. u. a. werden aus Kreide und Tertiär angeführt. Zweifellos festgestellt ist das Vorkommen von *Cercis* L.,



deren Blätter sicher — die Hülsen weniger bestimmt — erkannt werden können. Ihre ältesten Formen sind aus dem französischen Untermiozän bekannt; andere entstammen dem Miozän Italiens und Frankreichs; die rezente *C. Siliquastrum* L. ist im südeuropäischen Quartär gefunden worden (Fig. 301, 2, 3). Auch aus dem Tertiär des atlantischen Nordamerika ist eine *Cercis*-Art angegeben worden. Zu *Cercis* L. gehören wahrscheinlich die als *Micropodium* SAP. beschriebenen Hülsen des südfranzösischen Oligozäns. Die fossile Gattung *Podogonium* HEER, mit acht Arten im Oligozän und Miozän Europas (auch Nordamerikas) weitverbreitet, hat Blattreste, Hülsen und Samen hinterlassen, nach denen ihre Zugehörigkeit zu den Caesalpinioideae anzunehmen ist; wahrscheinlich steht sie *Tamarindus* L. nahe (Fig. 302). Große Wahrscheinlichkeit besitzt die Annahme fossiler Arten von *Gymnocladus* LAM. (im französischen Tertiär), *Gleditschia* L. (Hülsen, Blattreste und zu Dornen umgebildete Zweige im Schweizer und rheinischen Miozän) und *Ceratonia* L. (im Oligozän Frankreichs und Miozän der Schweiz (Fig. 301, 4). Für die übrigen Gattungen ist die Zuweisung fossiler Reste durchaus unsicher; insbesondere entbehren die Bestimmungen der vielen angeblichen *Cassia*-Arten, die aus der Kreide Böhmens und Grönlands und aus allen Abschnitten des Tertiärs Europas und Nordamerikas beschrieben wurden, ebenso die *Caesalpinia*-Arten aus dem Tertiär jeder Zuverlässigkeit.

Unterfam. Papilionatae. *Bowdichia* H. B. K., *Sophora* L., *Cladrastis* RAFIN., *Calpurnia* E. MEY., *Gastrolobium* R. BR., *Templetonia* R. BR., *Genista* L., *Cytisus* L., *Ononis* L., *Trigonella* L., *Medicago* L., *Amorpha* L., *Tephrosia* PERS., *Robinia* L., *Colutea* L., *Caragana* L., *Halimodendron* FISCH., *Glycyrrhiza* L., *Dalbergia* L., *Machaerium* PERS., *Hymenolobium* BENTH., *Piscidia* L., *Kennedya* VENT., *Erythrina* L., *Mucuna* ADANS., *Rhynchosia* LOUR., *Dolichos* L., *Swartzia* SCHREB., dazu *Dolichites* UNG., *Palaeolobium* UNG. u. a. sind beschrieben worden; aber aus der langen Reihe haben nur wenige begründeten Anspruch auf Anerkennung: *Cytisus* L. aus dem europäischen und nordamerikanischen Tertiär; *Colutea* L. aus der Kreide Grönlands und dem Tertiär Europas, Grönlands und Nordamerikas; *Robinia* L. aus dem Tertiär Mitteleuropas (Fig. 303); *Caragana* L. aus französischem Oligozän; *Dalbergia* L. aus der Kreide Grönlands und dem europäischen Tertiär (vgl. Fig. 301, 1). Zu verschiedenen Gattungen der L. sind auch Blatt- und Fruchtreste aus Tertiärablagerungen von Chile, Ecuador und Kolumbien gestellt worden.

Über vorweltliche Vertreter der großen Leguminosenfamilie ist somit recht wenig Gewisses ermittelt worden; neben der geringen Anzahl sicher oder wenigstens mit Wahrscheinlichkeit zu bestimmten Gattungen einzurechnender fossiler Reste bleibt eine sehr große Menge

von Blättern und Hülsen, deren bestimmte Zuweisung unmöglich ist, und die, soweit sie überhaupt als Reste von *L.* anzusprechen sind, zweckmäßig unter der Bezeichnung *Leguminosites* BOW. aufgeführt werden.

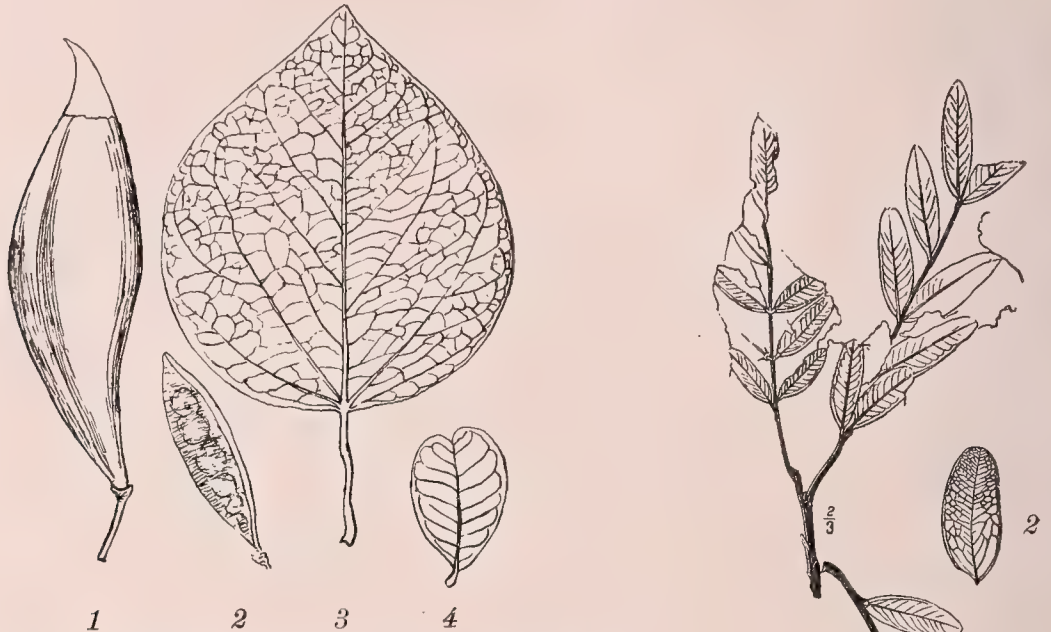


Fig. 301. 1 *Dalbergia primaeva* UNG., Oligozän der Schweiz. 2, 3 *Cercis antiqua* SAP., Hülse und Blatt, Oligozän Frankreichs. 4 *Ceratonia emarginata* A. BR., Miozän der Schweiz. (Nach HEER, SAPORTA.)



Fig. 302. *Podogonium Knorrii* HEER. 1 Zweig, 2 Blättchen, 3 Hülse,  $\frac{1}{3}$  nat. Gr., Miozän der Schweiz (Nach HEER).

Fig. 303. *Robinia Regeli* HEER, Miozän der Schweiz, Blatt und Hülse. (Nach HEER).

### Reihe Geraniales.

Fam. Geraniaceae. Im Bernstein sind Fruchtblätter eines *Geranium* L. und eines *Erodium* L'HÉRIT. erhalten (Fig. 304, 1).

Fam. Oxalidaceae. Fruchtreste zweier als *Oxalidites* CASP. bezeichneten Arten im Bernstein.

Fam. Linaceae. Ebenfalls aus dem Bernstein liegt ein nicht ganz sicher bestimmbares Kapselfragment vor.

Fam. Zygophyllaceae. Zur Familie Z. gestellte Blatt- und Fruchtreste aus dem Eozän des Monte Bolca sind zweifelhaft. SAPORTA und SCHIMPER erblicken in manchen zu *Ulmus* L. gezogenen fos-

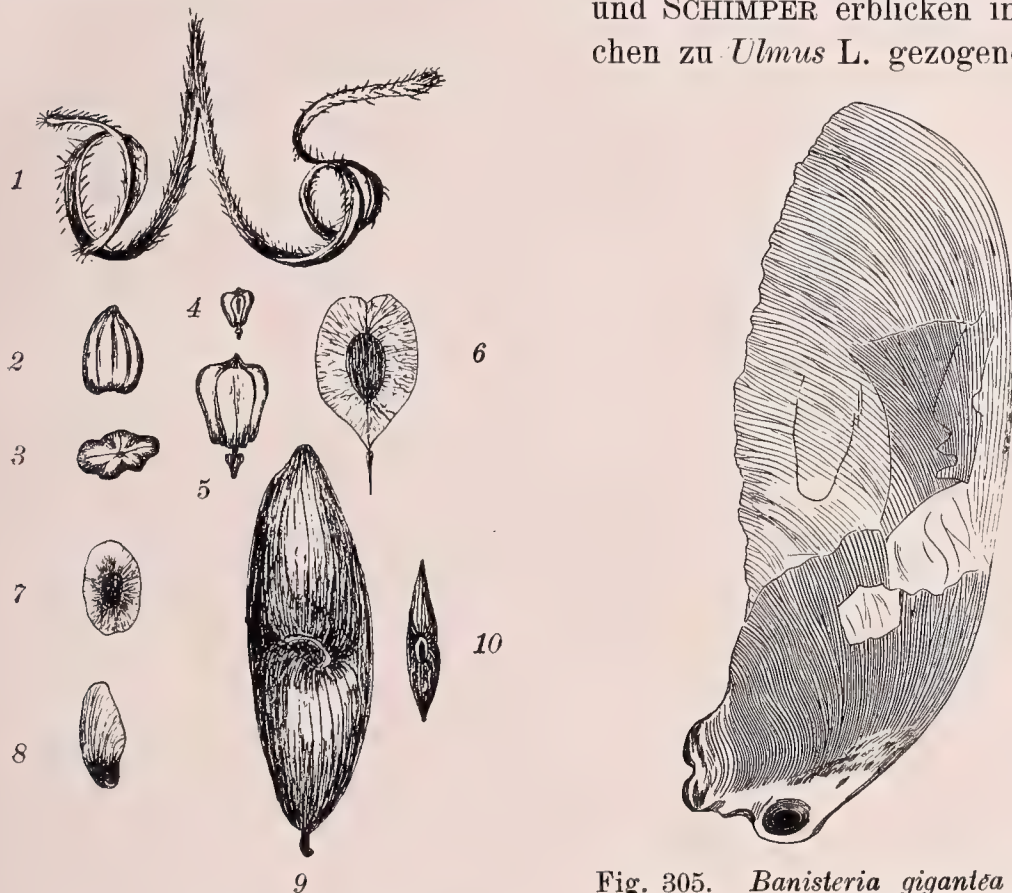


Fig. 304. 1 *Geranium Beyrichi* CONW., a. d. Bernstein, vergr. 8:1. 2, 3 *Balanitocarpum ovatum* MENZ., niederrhein. Miozän. 4, 5 *Guajacum quinquealatum* MENZ., niederrheinisches Miozän, 5 vergr. 2:1. 6 *Ptelea intermedia* ETT., Oligozän Steiermarks. 7 *Hiraea borealis* ETT., Unteroligozän von Häring. 8 *Banisteria haeringiana* ETT., Häring. 9 *Ailanthus gigas* UNG., Miozän von Radoboj. 10 *Ailanthus microsperma* HEER, Oligozän der Schweiz. (Nach CONWENTZ, ETTINGSHAUSEN, UNGER, HEER u. Original.)

Fam. Rutaceae. Mehrere auf Blattreste begründete Arten von *Xanthoxylum* L. finden sich im Tertiär Europas, Nordamerikas und Japans. Aus dem niederrheinischen Miozän sind eine kleine Kapsel Frucht von *Ruta* L. und Steinfrüchte von *Phellodendron* RUPPR. be-

Fig. 305. *Banisteria gigantea* (GÖPP.) SCHENK,  $\frac{1}{3}$  d. nat. Gr., schlesisches Miozän. (Aus SCHENK.)

silen Flügelfrüchten solche von *Zygophyllum* L., die übrigens neuerdings von LAURENT zu *Abronia* JUSS. gestellt werden (s. S. 369). Kapsel Früchte von *Zygophyllum* L. und *Guajacum* L. und ein Steinkern, der an *Balanites* DELILE erinnert, liegen aus dem niederrheinischen Miozän vor (Fig. 304, 2, 3, 4, 5).

kannt. *Dictamnus* L. erscheint mit Blattresten im Pliozän Frankreichs und Japans. Von *Ptelea* L. liegen Blattreste aus dem Tertiär Europas, Grönlands und Nordamerikas, Fruchtreste aus dem steirischen Tertiär vor (Fig. 304, 6). Zu *Amyris* P. BR. sind Blatt- und Fruchtreste zweifelhafter Zugehörigkeit gestellt worden.

Fam. Simarubaceae. *Ailanthus* DESF. ist mit Blättern und unverkennbaren Flügelfrüchten im Tertiär Nordamerikas und Europas erhalten (Fig. 304, 9, 10).

Fam. Burseraceae. Zu den B. sind bisher nur zwei verschiedene Steinfruchtreste gestellt werden — aus dem rheinischen und hessischen Miozän —, die mit Früchten von *Bursera* L. und *Commiphora* JACQ. verglichen werden.

Fam. Meliaceae. *Cedrela* L. ist mit Blättern und geflügelten Samen im Miozän von Radoboj vertreten; zu *Cedrela* gehören wahrscheinlich als *Protamyris* UNG. bezeichnete Fiederblätter. Verschiedene der früher als *Embothrites* UNG. beschriebenen und zu den Proteaceen gerechneten geflügelten Samen werden von SAPORTA als *Cedrelospermum* bezeichnet. Die Früchte von *Rhytidotheca* F. v. MÜLL. aus dem australischen Pliozän sind nicht genügend als Meliaceenreste gesichert.

Fam. Malpighiaceae. Als zuverlässige M.-Reste des europäischen Tertiärs sind anzusehen die geflügelten Fruchtreste, die als Arten von *Banisteria* L., *Malpighiastrum* UNG., *Hiraea* JACQ. (Fig. 304, 7, 8, Fig. 305) und *Tetrapteris* CAV. von Schlesien, der Rhön, Steiermark und Südfrankreich beschrieben sind, während die verschiedenen Gattungen der der Familie zugeteilten Blattreste sämtlich zweifelhaft sind. Zu *Malpighiastrum* UNG. wird auch ein Blatt aus dem Tertiär Javas angeführt, und Früchte von *Hiraea* JACQ. und *Banisteria* L. entstammen dem Tertiär von Ecuador.

Fam. Vochysiaceae. *Vochysia* JUSS. ist mit Blattresten im südamerikanischen Tertiär vertreten.

Fam. Polygalaceae. Eine Flügelfrucht von *Securidaca* L. wird aus dem Tertiär Ägyptens beschrieben.

Fam. Euphorbiaceae. Zu verschiedenen Gattungen der E. sind Blattreste aus der Kreide und dem Tertiär gezogen worden, deren Deutung durchweg zweifelhaft ist; mehr Wahrscheinlichkeit besitzt die Zugehörigkeit einer als *Antidesma* L. beschriebenen Blüte aus dem Bernstein (Fig. 306, 1, 2).

### Reihe Sapindales.

Fam. Buxaceae. *Buxus* L. ist im Pliozän Frankreichs und des Maintales mit Blättern und Früchten vertreten, die denen der lebenden *B. sempervirens* L. sehr nahestehen; diese selbst ist in quartären Ablagerungen erhalten (Fig. 306, 3, 315, 7).

Fam. Coriariaceae. *Coriaria* L. ist in mehreren Arten aus dem Oligozän und Pliozän Frankreichs durch unzweifelhafte Blatt- und Fruchtfunde belegt, nicht ganz sicher aus dem Miozän der Schweiz und Italiens.

Fam. Anacardiaceae. Zu den A. sind aus Kreide und Tertiär viele Fossilien gestellt worden; soweit es sich um Blätter handelt, sind die Bestimmungen zumeist sehr unsichere, da A.-Blätter mit denen aus anderen Familien vielfach übereinstimmen; auch unter den fossilen Fruchtresten angeblicher A. sind viele genauer Deutung nicht zugänglich. *Pistacia* L. ist im Oligozän und Miozän Frankreichs, im böhmischen

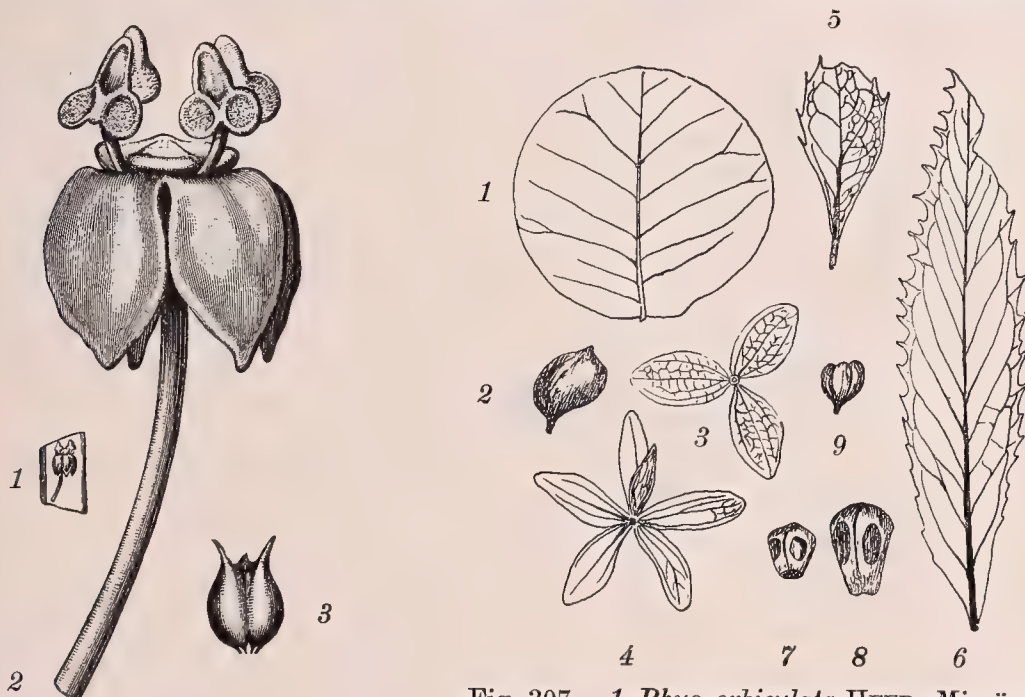


Fig. 306. 1, 2 *Antidesma Maximowizii* CONW., 2 vergr. 10 : 1, Bernstein. 3 *Buxus pliocenica* SAP. et MAR., Frucht, französ. Pliozän. (Nach CONWENTZ, SAPORTA und MARION.)

Fig. 307. 1 *Rhus orbiculata* HEER, Miozän der Schweiz. 2 *Rhus obliqua* MENZ., rheinisches Miozän. 3, 4 *Heterocalyx Ungerii* SAP., französ. Oligozän. 5 *Ilex berberidifolia* HEER, Miozän der Schweiz. 6 *Ilex longifolia* FRIEDR., Oligozän der Provinz Sachsen. 7, 8 *Spondiaecarpum turbinatum* MENZ., niederrhein. Miozän. 9 *Eonymus germanica* MENZ. (Nach HEER, SAPORTA, FRIEDRICH u. Originale.)

Miozän und im Quartär von Madeira durch Blätter und Früchte vertreten, die rezenten Arten des Mittelmeergebietes und Ostasiens nahe stehen. Mit *Pistacia* verwandt, sind nach POTONIÉS Untersuchungen die als *Folliculites Kaltennordheimensis* ZENKER aus dem deutschen Tertiär beschriebenen Früchte (Fig. 283, 3, 4), während die Fruchtreste von *Folliculites carinatus* (NEHR.) POT. aus dem Quartär der Lausitz, Holsteins und Englands als Samen von *Stratiotes* L. (s. S. 352) anzusprechen sind. Mit der lebenden Gattung *Parishia* HOOK f. verwandt scheint *Heterocalyx* SAP. (*Getonia* UNG., *Trilobium* SAP.), dessen

Früchte mit scariösen Kelchen im Oligozän Südfrankreichs und Österreichs und im Miozän Kroatiens überliefert sind (Fig. 307, 3, 4). Zu *Cotinus* T. gehören die als *Rhus palaeocotinus* SAP. (v. Armissan), *Rh. orbiculata* HEER (Schweiz, Fig. 307, 1), *Rh. antilopum* UNG. (Euboea) beschriebenen oligozänen und miozänen Blattreste, vielleicht auch *Rh. fraterna* LESQ. des nordamerikanischen Tertiärs. Als Arten von *Rhus* L. sind zahlreiche Blattreste und einzelne Früchte aus der Kreide Nordamerikas, Grönlands und Mitteleuropas und aus tertiären Schichten verschiedenen Alters von Nordamerika, Grönland, Island, Europa und Ostasien beschrieben worden, die großenteils zweifelhaft in ihrer Zugehörigkeit zur Gattung sind (Fig. 307, 2). *Anacardites* SAP. wurden verschiedene Blattreste der arktischen Kreide und des europäischen Tertiärs benannt, die mit tropischen und subtropischen A. verglichen wurden, aber als unsicher gelten müssen. Endlich sind Früchte aus dem Eozän von Sézanne und dem niederrheinischen Miozän mit A.-Früchten aus der Abteilung der Spondieae in Vergleich gestellt und als *Spondiaecarpon* LANG. beschrieben worden (Fig. 307, 7, 8).

Fam. Pentaphylacaceae. Im baltischen Bernstein ist *Pentaphylax Oliveri* CONW. erhalten.

Fam. Aquifoliaceae. Das Vorhandensein der Familie ist durch Funde von Blüten im Bernstein sicher nachgewiesen, die als mehrere Arten von *Ilex* L. (*I. prussica* CASP. u. *minuta* CONW.) beschrieben sind. Zahlreicher sind die Blattreste aus der nordamerikanischen Kreide und dem Tertiär Nordamerikas und Europas, die zu *Ilex* L., *Prinos* L. und *Nemopanthes* RAFIN. gestellt wurden, und von denen manche sicher zu den A. gehören und — im südeuropäischen Tertiär — als Vorläufer der lebenden *I. aquifolium* L., *I. canariensis* WEBB. et BERTH. und *I. balearica* DESF. zu betrachten sind (Fig. 307, 5, 6, 286, 6). *Ilex*-Arten sind ferner aus dem Tertiär von Chile und Kolumbien und ein *Ilici-phyllum* DUSÉN aus dem Tertiär der Seymour-Insel beschrieben.

Fam. Celastraceae. Reste von C. finden sich unter den fossilen Blättern der Kreide- und Tertiärablagerungen Nordamerikas, der Polarländer und Europas sehr häufig angegeben; auch unter den tertiären Blattresten Javas und Australiens werden Blätter von C. angenommen. Die richtige Deutung ist dadurch erschwert, daß die Blätter der rezenten C. mit solchen aus anderen Familien oft große Übereinstimmung aufweisen; auch die als Früchte von C. angesprochenen Fossilien sind nur zum Teil überzeugend. *Evonymus* L. bietet Früchte aus dem Grönländer und europäischen Tertiär, die teilweise zur Gattung gehören (Fig. 307, 9); Blattreste sind aus nordamerikanischer Kreide und aus amerikanischem und europäischem Tertiär beschrieben; lebende Arten finden sich in quartären Ablagerungen Südeuropas. *Celastrus* L. ist fossil in zweifelhaften Blütenresten und in sehr zahlreichen Blättern

aus dem gleichen Verbreitungsgebiete bekannt. Andere Blattreste werden zu *Pterocelastrus* MEISSN., *Maytenus* FEUILL., *Cassine* L., *Elaeodendron* JACQ. gezogen, während als *Celastrophyllum* ETT., *Celastrynites* SAP. aus der Kreide und dem Eozän andere Celastraceen-ähnliche Blätter beschrieben sind. Das frühere Vorhandensein der Familie in Europa und Nordamerika darf angenommen werden; der Nachweis der einzelnen Gattungen aber ist auf Grund der Blattreste meist unmöglich.



Fig. 308. 1 *Acer decipiens* A. BR., Oligozän und Miozän d. Schweiz. 2, 3 *A. angustilobum* HEER, Oligozän und Miozän der Schweiz. 4 *A. arcticum* HEER, Tertiär von Spitzbergen. 5 *A. subcampestre* GÖPP., Miozän der Lausitz. 6, 7 *A. polymorphum* S. et Z. *miocenicum*, Miozän der Lausitz. 8–10 *Sapindus falcifolius* A. BR., 8, 9 Früchte, 10 Blattstück, Miozän der Schweiz. 11 *Cupanoides corrugatus* BOWERB., eozäner Londonton. (Nach HEER, BOWERBANK u. Originale.)

Fam. Hippocrateaceae. Das Vorkommen von *Hippocratea* L. im böhmischen Miozän ist zweifelhaft; *Hippocrateoxylon* HOFM. aus dem Tertiär Javas gehört vielleicht hierher.

Fam. Staphyleaceae. Aus dem nordamerikanischen Tertiär wird eine *Staphylea*-Art angegeben.

Fam. Aceraceae. Die Gattung *Acer* L., durch ihre charakteristischen Blätter, Blüten und Früchte vertreten, bietet im Tertiär zahlreiche sicher erkennbare Reste, deren Sichtung durch PAX die Gattung

zu einer der best bekannten unter allen fossilen Pflanzen gemacht hat. Aus der Kreide Nordamerikas und Grönlands werden zwar Blätter und Früchte von *Acer* angeführt, die aber sämtlich zweifelhaft sind; wirklich belegt ist das Vorkommen der Gattung erst seit dem älteren Tertiär.

Die sicher nachgewiesenen fossilen Ahornreste verteilt PAX auf folgende Sektionen: 1. *Palaeospicata*: Verschiedene Formen treten im Oligozän des arktischen Gebietes, im Miozän der arktischen Länder, Mitteleuropas und des Altai und im Pliozän Südeuropas auf; *A. pseudo-platanus* L. in interglazialen Ablagerungen Europas (*Acer arcticum* HEER, *A. brachyphyllum* HEER u. a., Fig. 308, 4); 2. *Palaeopalmata*: Mehrere



Fig. 309. *Acer trilobatum* (STERNB.) A. BR., Blatt und Früchte, Miozän der Schweiz. (Nach HEER.)

Formen aus Miozän und Pliozän in Südfrankreich, Provinz Brandenburg und Ostasien und aus dem Quartär Italiens (*A. polymorphum* S. et Z. *miocenicum* et *pliocenium*, *A. sanctae crucis* STUR, Fig. 308, 6, 7); 3. *Palaeorubra*: Im Tertiär formenreich und weitverbreitet, treten sie zuerst im Oligozän Grönlands und Sachalins bis Mitteleuropas auf; im Miozän sind sie im arktischen Gebiete verschwunden, treten aber zahlreich in Europa bis zum Mittelmeergebiete und im atlantischen und pazifischen Nordamerika auf, im Pliozän und Quartär noch in Oberitalien (*A. trilobatum* STBG. sp., *A. dasycarpoides* HEER u. a., Fig. 308, 2, 3 u. 309); 4. *Palaeonegundo*: Zwei sicheren Formen aus dem Miozän Nordamerikas schließt sich eine nur in Blattresten bekannte aus dem Miozän Böhmens



an (*Negundo triloba* NEWB.); 5. *Palaeoplatanoidea*: Die Sektion fehlt im arktischen Gebiete und in Nordamerika, ist bekannt aus dem mitteleuropäischen Miozän, dem Pliozän Frankreichs, Italiens, Südrußlands und Japans und dem Quartär Frankreichs und Oberitaliens (*A. trachyticum* KÓV., *A. nervatum* VEL., *A. pictum* THBG. foss. NATH. u. a.); 6. *Palaeocampestria* (Fig. 308, 1, 5): in Nordamerika und den arktischen Ländern fehlend, erscheinen diese Formen im Eozän Englands, werden im Oligozän Mitteleuropas häufiger und gewinnen ihre größte Verbreitung im Miozän von Frankreich bis Ungarn; weitere sind im Pliozän Englands, Frankreichs und Italiens nachgewiesen, und rezente Arten sind im Quartär Deutschlands, Frankreichs und Italiens enthalten (*A. decipiens* HEER, *A. subcampestre* GÖPP., *A. integrifolium* WEB.); 7. *Palaeolithocarpa*: Nur eine Art ist aus dem oberen Oligozän Südfrankreichs bekannt (*A. narbonnense* SAP.); 8. *Palaeosaccharina*: Mehrere Formen hat das obere Miozän Ungarns und das Pliozän Kaliforniens erhalten (*A. palaeosaccharinum* STUR, *A. Jurenaki* STUR, *A. Bolanderi* LESQU.).

Fam. Hippocastanaceae. Nachgewiesen sind Blattreste von *Aesculus* L. aus dem Miozän Böhmens und der Wetterau und dem Quartär Frankreichs und Italiens, Samen von Wieliczka und Frankfurt a. M. Weitere fossile *Aesculus*-Arten stammen aus dem Tertiär Japans und Nordamerikas.

Fam. Sapindaceae. Fossile Vertreter der Familie werden häufig angegeben, und zwar Blattreste und Früchte, erstere zum Teil unsicher, da Blätter von *S.* leicht mit solchen von Meliaceen, Anacardiaceen, Juglandaceen u. a. zu verwechseln sind. Die ältesten zu den *S.* gezogenen Blattreste entstammen der unteren Kreide Nordamerikas und Portugals: *Sapindopsis* FONT. und *Sapindophyllum* ETT. Mit letzterem Namen werden auch Blattreste aus der oberen Kreide Böhmens und dem Tertiär bezeichnet. *Sapindus* L. wird mit Blättern aus der oberen Kreide Grönlands und Nordamerikas angeführt, die wahrscheinlich richtig gedeutet sind; noch besser begründet durch erhaltene Fiederblätter und Früchte erscheint die Gattung in zum Teil weit verbreiteten Arten (wie *S. falcifolius* A. BR., Fig. 308, 8—10) in tertiären Schichten Europas, Grönlands und Nordamerikas sowie anderseits im Tertiär von Tasmanien und Australien und von Chile. Zu *Paullinia* L. gestellte Blattreste aus dem Tertiär von Südfrankreich und der Wetterau sind zweifelhaft. Zu den *Nephelieae* gehören Früchte, auch Blätter, aus dem Tertiär Mittel- und Südeuropas, die zu den Gattungen *Nephelium* L. und *Litchi* SONN. in Beziehungen gebracht bzw. als *Euphoriopsis* MASS. bezeichnet worden sind. Zu *Cupania* L. werden zutreffenderweise Früchte aus dem unteren Eozän Südinglands (*Cupanoides* BOWERB.) gestellt (Fig. 308, 11); weniger zuverlässig ist die Deutung der als *Cupania* L. oder *Cupanites* SCHIMP. benannten Blattreste des europäischen

Tertiärs. *Koelreuteria* LAXM. ist mit gut übereinstimmenden Blattresten im grönländischen Tertiär und im Schweizer Miozän vertreten. *Dodonaea* L. ist im europäischen und nordamerikanischen Tertiär durch geflügelte Kapsel Früchte und Blattreste nachgewiesen.

### Reihe Rhamnales.

Fam. Rhamnaceae. Arten von *Paliurus* JUSS. werden angeführt aus Nordamerika seit der jüngeren Kreide, aus Europa und den arkti-



Fig. 310. 1, 2 *Zizyphus pistacinus* (STERNB.) UNG., 1 Steinkern, 2 im Durchschnitt, Miozän. 3, 4, 5 *Elaeocarpus globulus* MENZ. 3, 4 Früchte, 5 Blatt, Miozän von Senftenberg. 6, 7 *Elaeocarpus Holzapfeli* MENZ. 6 Steinkern, 7 im Durchschnitt, niederrhein. Miozän. 8 *Paliurus Thurmanni* HEER, Frucht, Miozän der Schweiz. 9 *Sterculia Labrusca* UNG., Eozän-Oligozän. (Nach HEER, FRIEDRICH und Originale.)

schen Ländern in tertiären Schichten; Fruchtreste beweisen das Vorkommen der Gattung, während die hierhergezogenen Blätter nur zum Teil eindeutig bestimmbar sind (Fig. 310, 8). *Zizyphus* JUSS., zuerst im Eozän Frankreichs und Englands angetroffen, dann in verschiedenen Formen weitverbreitet im Oligozän und Miozän Europas bis zum Samlande nordwärts und des atlantischen und pazifischen Nordamerika, ist durch Blätter vertreten und am sichersten festgestellt durch Steinkerne; zu Z. gestellte Blütenreste sind unsicher (Fig. 310, 1, 2 u. 315, 6). *Berchemia* NECK. hat der lebenden *B. scandens* K. KOCH sehr ähnliche Blätter im Oligozän und Miozän Süd- und Mitteleuropas und der nördlichen Vereinigten Staaten hinterlassen. Die zu *Rhamnus* L. gestellten fossilen Blüten und Früchte sind zweifelhaft; auch manche der fossilen *Rhamnus*-Blätter sind nicht eindeutig zu bestimmen. Die ältesten Reste

entstammen der nordamerikanischen Kreide; häufig sind Blätter während des gesamten Tertiärs anzutreffen, von denen neben eigentümlichen Formen manche Europa, Nordamerika und Grönland gemeinsam zukommen; die größte Menge an Formen besaß die Gattung im Miozän, während dessen sie auch in Sibirien und der Mandschurei vorkam; eine Art ist aus dem Tertiär Javas bekannt; in quartären Ablagerungen Dänemarks, Deutschlands, Frankreichs und Madeiras sind lebende Arten erhalten. Von *Ceanothus* L. werden zwei Arten aus dem Tertiär des Rhein-

landes und von Java angegeben, die, auf Blattreste begründet, zweifelhaft sind. Die zu *Pomaderris* LABILL. gestellten Blattreste aus dem Tertiär Europas und Australiens sind durchaus unsicher.

Fam. Vitaceae. Zweifelhafte Blattreste werden den Vitaceen aus der nordamerikanischen Kreide als *Cissites* HEER, *Ampelophyllum* FONT. und *Vitiphyllum* FONT. zugezählt (Fig. 315, 8). Sicher ist die Familie durch Blätter und Samen im Tertiär nachgewiesen. *Vitis* L., in Europa seit dem Eozän in Südfrankreich bekannt, war häufig vom



Fig. 311. *Vitis teutonica* A. BR., Blatt und Samen, Oligozän und Miozän. (Nach UNGER und HEER.)

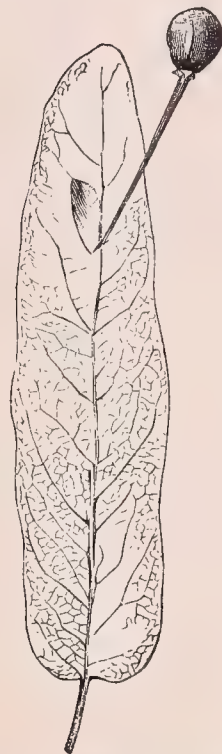


Fig. 312. *Tilia vindobonensis* STUR, Pliozän von Wien. (Nach UNGER.)

Oligozän bis Pliozän und verbreitet über Nordamerika, Grönland, Island, Europa und Ostasien in mehreren Formen, die Blätter und sicher bestimmbare Samen hinterlassen haben. *Vitis vinifera* L. ist aus quartären Ablagerungen Südfrankreichs und Italiens bekannt (Fig. 311). *Cissus* L. wird aus dem Tertiär Nordamerikas, Europas und Sachalins seit dem Eozän in Blattresten erkannt. *Ampelopsis* MCHX. hat im Tertiär Nordamerikas und Europas Blattreste hinterlassen.

### Reihe Malvales.

Fam. Elaeocarpaceae. Blattreste von *Elaeocarpus* L. werden aus dem Oligozän und Miozän Böhmens und Deutschlands und aus dem

jüngeren Tertiär Japans angeführt; beweisender als diese Blätter sind Fruchtreste aus dem Miozän des Samlandes, der Mark Brandenburg und vom Niederrhein, die mit Steinkernen lebender *E.* große Übereinstimmung aufweisen (Fig. 310, 3—7). Eine weitere Art von *E.* ist durch Fruchtreste im australischen Tertiär vertreten.

Fam. Tiliaceae. Sicher belegt sind Vertreter der Gattung *Tilia* L. durch Blätter und besonders durch Früchte mit charakteristischen Tragblättern im Tertiär Europas (Fig. 312), Nordamerikas, der Polarländer und Nordost- und Mittelasiens sowie in quartären Ablagerungen Europas, von denen manche Formen weite Verbreitung im ganzen arktotertiären Gebiete besaßen. Weniger sind die zu *Grewia* L. gestellten, meist auf



Fig. 313. 1, 2 *Bombax septiflorum* SAP., Oligozän Südfrankreichs. 3 *Sterculia tenuinervis* HEER, Miozän der Schweiz. (Nach SAPORTA und HEER.)

Blätter, seltener auf Früchte begründeten Reste gesichert, die dem mittleren Tertiär von Europa, Spitzbergen und Nordamerika entstammen. Die als *Grewiopsis* SAP. aus der oberen Kreide Nordamerikas und dem Eozän Frankreichs beschriebenen Blätter sind wahrscheinlich Reste aus verschiedenen Familien. Als *Apeibopsis* HEER (*Cucumites* BOWB.) sind aus dem Eozän Englands und dem Miozän Grönlands, Böhmens und der Schweiz Fruchtreste beschrieben worden, die zu *Apeiba* AUBL. in verwandtschaftliche Beziehung gestellt wurden; zur gleichen Gattung wurden Blattreste aus der Grönländischen Kreide und dem Schweizer Tertiär gestellt, deren Deutung der Sicherheit entbehrt. Die Gattung *Nordenskiöldia* HEER, auf Früchte aus dem Tertiär Spitzbergens begründet und zu den T. gestellt, ist hinsichtlich ihrer Familienzugehörigkeit zweifelhaft.

Fam. Bombaceae. Wohlerhaltene Blütenreste von *Bombax* L. (Fig. 313, 1, 2) aus dem Oligozän Südfrankreichs sprechen für das tertiäre Vorkommen der Familie sicherer als verschiedene Blattreste, die aus dem Oligozän und Miozän Mitteleuropas wie aus dem Tertiär Australiens und Südamerikas angeführt werden, und die mit lebenden Arten von *Bombax* L., *Ceiba* GAERTN. und *Chorisia* H. B. K. verglichen werden.

Fam. Sterculiaceae. Außer Blüten einer Büttneriacee aus dem Eozän von Sézanne werden Blatt- und Fruchtreste verschiedener Gattungen angegeben. *Sterculia* L. erscheint in der Kreide Nordamerikas und Grönlands und während der ganzen Tertiärperiode in Europa und vereinzelt auch im arktischen Gebiete mit verschiedenen auf Blätter begründeten Arten, deren verbreitetste und längstdauernde *St. Labrusca* UNG. ist (Fig. 310, 9, 313, 3). Die Gattung *Dombeyopsis* HEER besitzt einen Vertreter im deutschen, böhmischen und Schweizer Oligozän und Miozän (*D. Decheni* WEB.), dessen Blätter mit denen von *Dombeya* CAV. verglichen werden können, während andere dieser fossilen Gattung zugerechnete Arten kaum zu den *St.* gehören. Die Gattung *Pterospermites* HEER umfaßt Blätter und Samen, die aus der grönländischen Kreide und aus dem Eozän bis Miozän Europas, Grönlands und Nordamerikas angeführt werden.

#### Reihe Parietales.

Fam. Theaceae. Beweiskräftig für das fossile Vorkommen der Familie sind Blütenreste von *Stewartia* L. und *Pentaphylax* GARDN. et CHAMP. aus dem Bernstein (Fig. 314, 3). Von ersterer Gattung werden auch Blattreste aus dem Pliozän Japans angegeben. Im niederrheinischen Miozän sind Früchte erhalten, die auffällig mit den Früchten der kanarischen *Visnea Mocanera* L. übereinstimmen. Nur in Blattresten liegt vor *Ternstroemia* NUTT. aus der Kreide Böhmens und dem österreichischen Tertiär in mehreren zum Teil zweifelhaften Formen; ferner sind im mittleren Tertiär Frankreichs und der Provinz Sachsen Blätter erhalten, die stark an *Eurya* THBG. erinnern.

Fam. Guttiferae. Zu den G. sind nur ein mit den Samen von *Mammea* L. übereinstimmender Same des französischen Cenomans und *Calophyllum*-Reste aus dem Tertiär von Borneo gestellt worden.

Fam. Dipterocarpaceae. Von *Dipterocarpus* GAERTN. sind sichere Blattreste und eine geflügelte Frucht aus dem Tertiär von Sumatra und zweifelhafte Reste von Borneo erkannt (Fig. 314, 4, 5).

Fam. Cistaceae. Neben *Cistus*-ähnlichen Fruchtresten aus dem niederrheinischen Miozän ist eine Kapsel Frucht aus dem Bernstein als *Cistinocarpum* CONW. beschrieben worden, deren Träger möglicherweise auch zu den Violaceen gehört (Fig. 314, 1, 2).

Fam. Flacourtiaceae. Aus dem Oligozän der Provinz Sachsen ist ein beblätterter Zweig von *Kiggelaria* L. bekannt; an *Scopolia*

SCHREB. erinnernde Blätter birgt das Eozän von Sézanne; *Casearia* JACQ. wird aus dem Tertiär von Chile angeführt.

Fam. Passifloraceae. Zu den P. sind Blattreste aus dem Oligozän der Provinz Sachsen gestellt, deren Spreiten Blättern von *Passiflora* L. sehr ähneln, an denen aber die drüsentragenden Blattstiele nicht erhalten sind, durch die die Bestimmung gesichert werden könnte.

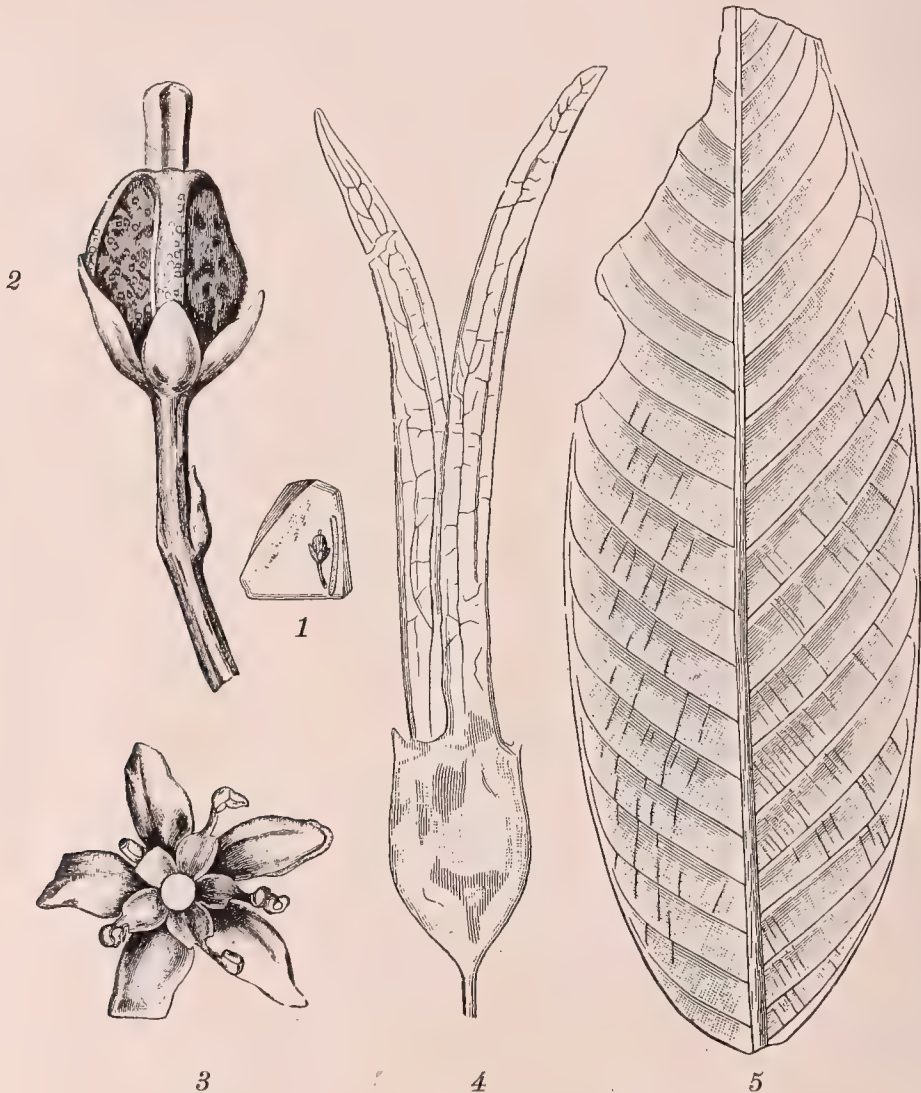


Fig. 314. 1, 2 *Cistinocarpum Roemeri* CONW., Bernstein, 1 nat. Gr., 2 vergr. 10:1. 3 *Pentaphylax Oliveri* CONW., Bernstein, vergr. 3:1. 4 *Dipterocarpus Verbeekianus* HEER. 5 *Dipterocarpus antiquus* HEER, Tertiär von Sumatra. (Nach CONWENTZ und HEER.)

### Reihe Myrtiflorae.

Fam. Thymelaeaceae. Zu *Daphne* L. und *Pimelia* BANKS et SOL. sind von verschiedenen Fundorten des europäischen Tertiärs Blattreste und eine Blüte von Oeningen zu *Pimelia* gestellt, Reste, die zu diesen Gattungen gehören können, aber nicht eindeutig sichergestellt sind. Der Bernstein hat Blattreste von *Eudaphniphyllum* CONW. erhalten.

Aus dem niederrheinischen Miozän liegen Kapsel Früchte von *Aquilaria* LAM. vor (Fig. 315, 1, 2).

Fam. Elaeagnaceae. Vereinzelte Steinkerne aus dem arktischen und europäischen Tertiär sind zu *Elaeagnus* L. gestellt worden. Stein-



Fig. 315. 1, 2 *Aquilaria germanica* M., Niederrheinisches Miozän. 3, 4 *Terminalia Fenzliana* UNG., Miozän der Steiermark. 5 *Eucalyptus angustus* VEL., Cenoman Böhmens. 6 *Zizyphus tiliaefolius* (UNG.) HEER, Oligozän und Miozän. 7 *Buxus pliocenica* SAP. et MAR., französisches Pliozän (s. auch Fig. 306, 3). 8 *Vitiphyllum multifidum* FONT., Potomac-Formation Nordamerikas. (Nach ETTINGSHAUSEN, VELENOVSKY, SAPORTA, MARION, FONTAINE und Original.)

kerne von *Elaeagnus* können außerdem verschiedene der als *Nyssa* L. beschriebenen Fruchtreste sein. *Hippophaës* L. hat Reste in quartären Ablagerungen hinterlassen.

Fam. Lythraceae. *Lawsonia inermis* ETTINGSH. wird aus dem Eozän Englands angegeben; *Lawsonia*-ähnliche Samen wurden im niederrheinischen Miozän gefunden.

Fam. Punicaceae. Als *Punicites* WESS. et WEB. wird ein Fruchtknoten mit Kelch aus dem Miozän vom Niederrhein angeführt; *Punica* L. ist in Blättern und Knospen im Pliozän Frankreichs vertreten.

Fam. Combretaceae. Verschiedene Blatt- und Fruchtreste aus dem mittleren Tertiär Europas sind zu *Combretum* L. und *Terminalia* L.



Fig. 316. 1, 2 *Trapa Credneri* SCHENK, Oligozän Sachsens. 3 *Trapa Assmanniana* GÖPP. sp., Miozän Schlesiens. 4 *Trapa microphylla* LESQU., Laramie-Schichten Nordamerikas. 5 *Trapa silesiaca* GÖPP., Miozän der Lausitz. 6 *Trapa ceretana* RÉR., Mio-Pliozän von Cerdagne. 7 *Trapa borealis* HEER, Tertiär von Alaska. 8 *Trapa Yokoyamae* NATH., Tertiär von Japan. 9, 10 *Trapa Heeri* FRITSCH, Pliozän Thüringens. 11 *Trapa Pomelii* (SAP.) BOUL., Oligozän Frankreichs. (Nach SCHENK, GÖPPERT, LES-QUEREUX, RÉROLLE, HEER, NATHORST, FRITSCH, BOULAY und Original.)

gebracht worden (Fig. 315, 3, 4); doch erlauben diese zumeist auch andere Deutungen; am ehesten können die Früchte von *T. pannonica* UNG. von Sotzka als richtig bestimmt angesehen werden. Neuerdings sind verkohlte Fruchtreste im niederrheinischen Miozän gefunden worden, die große Übereinstimmung mit den Früchten von *Conocarpus erecta* JACQ. aufweisen.

Fam. Myrtaceae. Myrtaceenreste werden von der unteren Kreide an aus den Schichten der Kreide- und Tertiärformation in Europa, dem arktischen Gebiete, Nordasien, Nord- und Südamerika angeführt und zu verschiedenen rezenten oder neugebildeten Gattungen gestellt. Am besten belegt durch beblätterte Zweige und Blüten- bzw. Fruchtreste ist das



Vorkommen von *Eucalyptus* L'HÉRIT. in der mittleren Kreide Böhmens, Mährens und Grönlands (Fig. 315, 5). Unter den fossilen Blättern weisen manche große Übereinstimmung mit M.-Blättern auf, ohne daß eine bestimmte Zuweisung möglich wäre; sie werden am besten als *Myrtophyllum* HEER bezeichnet. Blätter von *Myrtus communis* L. und einer nahestehenden *M. Veneris* GAUD. sind aus quartären Ablagerungen Südfrankreichs, Italiens und Maderas bekannt. Von den zu den M. gestellten Fruchtresten sind einige, die mit Früchten von *Leptospermoideae* große Übereinstimmung aufweisen, aus der böhmischen Kreide solche zu *Leptospermum* FORST. gestellt, ein *Tristanites* SAP. aus dem französischen Oligozän und ein *Leptospermocarpum* MENZ. aus dem niederrheinischen Miozän.

Fam. Melastomaceae. Die zur Familie gestellten Blatt- und Fruchtabdrücke aus der Kreide und dem Tertiär Mitteleuropas beweisen nichts für das fossile Vorkommen von M. in diesem Gebiete. Mehr Wahrscheinlichkeit beanspruchen die im Tertiär Borneos und der Seymour-Insel gefundenen fossilen M.

Fam. Hydrocaryaceae. Die heute der alten Welt eigentümliche Gattung *Trapa* L. mit zwei- und vierdornigen Früchten findet sich während des Tertiärs seit dem Oligozän in Europa, Asien und Nordamerika. Blattreste sind nur vereinzelt im nordamerikanischen Tertiär und im schlesischen Miozän gefunden worden (Fig. 316, 3, 4); häufiger wurden die charakteristischen Früchte angetroffen. Außer den eine besondere Stellung einnehmenden dreidornigen Früchten von *T. Credneri* SCHENK im sächsischen Oligozän sind zwei- und vierdornige Fruchtformen bekannt. Zuerst scheinen im europäischen (Schlesien — Frankreich — Portugal) und arktischen Gebiete (Alaska — Sachalin) zweidornige Formen aufgetreten zu sein (*T. silesiaca* GÖPP., *T. ceretana* RÉR., *T. Pomelii* BOUL., *T. borealis* HEER), die in der Folge in Asien eine weitere Entwicklung erfuhren. Später — zunächst in Form rudimentärer Kelchdornen bei *T. ceretana* und *T. silesiaca* von Théziers — kamen Früchte mit vier Kelchdornen zur Ausbildung in Japan (*T. Yokoyamae* NATH.) und in Thüringen und Portugal (*T. Heerii* FRITSCH), aus denen sich vermutlich im Laufe der Zeit *T. natans* L. herausbildete, deren Früchte an nicht wenigen quartären Fundpunkten in Schweden, England, Deutschland und Italien entdeckt wurden (vgl. Fig. 316, 1, 2, 5—11).

Fam. Halorrhagidaceae. Aus dem Tertiär sind nur Blattreste eines *Myriophyllum* L. aus Japan bekannt; aus quartären Schichten dagegen werden häufiger Blattreste derselben Gattung und Früchte von *Hippuris* L. angeführt.

### Reihe Umbelliflorae.

Fam. Araliaceae. Den A. sind viele fossile Reste zugerechnet worden; zunächst Früchte aus der Grönländischen Kreide und dem

deutschen, Schweizer und französischen Tertiär, die als Arten von *Aralia* L. aufgeführt werden und zu den A. gehören können. Zahlreicher sind die als A. angesprochenen Blattreste, deren viele sicher einer zuverlässigen Deutung entbehren, während andererseits wahrscheinlich manche unter anderen Bezeichnungen beschriebenen fossilen Blätter Teile von A. sind. Die ältesten angeblichen A.-Blätter stammen aus der unteren Kreide Nordamerikas (*Araliophyllum* DEB.), andere als *Aralia* L. oder *Araliopsis* LESQ. bezeichnete Blattreste haben die jüngeren Kreideschichten Nordamerikas, Grönlands, Deutschlands und Böhmens geliefert, ohne daß deren Zugehörigkeit zu den A. mit Sicherheit zu erweisen ist.

Besser begründete A.-Arten liegen aus tertiären Schichten Nordamerikas, Europas und Sibiriens vor, deren manche sich durch erhaltene Blattscheiden deutlich als A. zu erkennen geben (z. B. *A. Hercules* (UNG.) SAP., Fig. 317, 4). Die meisten fossilen A.-Blätter werden der umfassenden Gattung *Aralia* im älteren Sinne eingereiht, wenige sind bestimmten neueren Gattungen zugeteilt worden. Verschiedene Arten von *Panax* L. aus dem europäischen Oligozän und Miozän sind nicht völlig einwandfrei zu deuten. Anspruch auf Zuverlässigkeit besitzt *Cussonia polydryis* UNG. von Kumi (Fig. 317, 3). Zu *Oreopanax* DCNE. et PLANCH. gehören wahrscheinlich einige A.-Arten des nordamerikanischen Tertiär. *Acanthopanax* DCNE. et PLANCH. ist aus dem Miozän der Schweiz und dem Pliozän Japans bekannt.

Blätter von *Hedera* L. werden aus der jüngeren Kreide Nordamerikas und Grönlands angeführt; sicher ist die Gattung im französischen Eozän nachgewiesen; sie tritt in mehreren Formen im europäischen Miozän und Pliozän und im Tertiär Grönlands und Spitzbergens auf, während ihr Vorkommen im nordamerikanischen Tertiär unsicher ist; die lebende *Hedera Helix* L. ist aus verschiedenen quartären Ablagerungen Nord- und Südeuropas bekannt (Fig. 317, 1, 2). Zweifelhaft ist, ob *Dewalquea* SAP. et MAR. (obere Kreide und Eozän) zu den A. zu zählen ist; sie wird auch als Ranunculacee angesprochen (S. 371).

Fam. Umbelliferae. Den U. sind verschiedene fossile Früchte aus der unteren Kreide Portugals und dem Tertiär Grönlands und Europas zugezählt worden, die sämtlich zweifelhaft sind; anzuerkennen sind Früchte von *Chaerophyllum* L. aus dem Bernstein (Fig. 317, 5, 6) und von *Daucus* L. aus dem südfranzösischen Tertiär. Früchte rezenter Arten sind aus dem jüngsten Pliozän Englands bekannt.

Fam. Cornaceae. *Cornus* L. tritt mit Blättern mehrerer Arten zuerst in der oberen Kreide Grönlands auf; häufig sind Blätter, auch Involucralblätter von *Cornus*-Arten im Tertiär Europas, der arktischen Gebiete, Asiens und Nordamerikas, die zum Teil weite Verbreitung besaßen wie *C. orbifera* HEER; auch aus dem Tertiär Javas wird eine

*Cornus*-Art angegeben. *Nyssa* L., zweifelhaft in der nordamerikanischen Kreide, tritt mit unsicheren Blattresten im nordamerikanischen, europäischen und sibirischen Tertiär auf, während Steinkerne aus dem Tertiär Englands und Deutschlands die tertiäre Existenz der Gattung wahr-



Fig. 317. 1 *Hedera Kargii* HEER, Miozän der Schweiz. 2 *Hedera Philiberti* SAP., Oligozän Südfrankreichs. 3 *Cussonia polydrys* UNG.,  $\frac{1}{3}$  nat. Gr., Miozän von Kumi. 4 *Aralia Hercules* (UNG.) SAP.,  $\frac{1}{3}$  nat. Gr., Oligozän Frankreichs. 5, 6 *Chaerophyllum dolichocarpum* CONW., Bernstein, 6 vergr. 4:1. 7 *Cornus mucronata* HEER, Involucralblatt, Miozän der Schweiz. 8 *Nyssa ornithobroma* UNG., Miozän der Wetterau. 9 *Nyssa rugosa* WEB., Niederrheinisches Miozän. (Nach HEER, SAPORTA, UNGER, CONWENTZ und Original.)

scheinlich machen (Fig. 317, 7—9). Als *Nyssidium* HEER sind aus dem Tertiär Spitzbergens Früchte beschrieben, die mit *Nyssa* L. verwandt sein sollen, aber unsicher sind.

## b) Sympetalae

### Reihe Ericales.

Fam. Clethraceae. Unverkennbare Früchte von *Clethra* L. liegen aus dem Bernsteine vor, C.-ähnliche Früchte aus der niederrheinischen Braunkohle; Blätter werden aus dem steirischen und Schweizer Miozän und dem Quartär Maderas angegeben.

Fam. Pirolaceae. Nicht ganz sichere Fruchtreste stammen aus dem Miozän der Schweiz.

Fam. Ericaceae. Zu *Rhododendron* PLANCH. sind verschiedene Blattreste aus dem mittleren Tertiär Frankreichs, der Wetterau, Böhmens, Steiermarks und Kroatiens gestellt; im Quartär der Nord- und Südalpen in Tirol und Italien ist *Rh. ponticum* L. fossil erhalten. Die zu *Ledum* L. gezogenen Blätter aus deutschem und österreichischem Miozän und Pliozän bieten nicht genügend Charakteristisches, um die Bestimmung zu sichern. *Loiseleuria* DESV. wurde in glazialen Ablagerungen Deutschlands gefunden. Unter den *Andromedeae* sind die Gattungen *Cassiope* DON., *Andromeda* L., *Orphanidesia* BOISS. in wohl erhaltenen Fruchtresten des Bernsteines zu erkennen; weitere gut erhaltene Früchte von *Andromeda* stammen aus deutschem und französischem Miozän (Fig. 320, 9). Viel häufiger sind Blätter verschiedener fossiler Arten von *Andromeda* und *Leucothoë* DON. angeführt, die ältesten aus der Kreide Nordamerikas, weitere aus dem nordamerikanischen und Grönländer Tertiär und besonders aus dem Oligozän und Miozän Mitteleuropas, die zum Teil den Charakter der *Andromedeae* aufweisen. Nicht wenige Blattreste sind zu *Vaccinium* L. gestellt, die meisten aus dem mitteleuropäischen Oligozän und Miozän, wenige Formen aus Nordamerika und Japan; diese Bestimmungen sind zweifelhaft, da die hierhergezogenen Blätter durchgängig vieldeutig sind; lebende *Vaccinium*-Formen sind im Quartär Schwedens und Maderas erhalten. Weitere Blattreste werden zu *Arbutus* L. (Oligozän und Miozän Böhmens und Tirols) und *Gaultheria* L. (Miozän Deutschlands) gestellt, die nicht sicher erwiesen sind. *Arctostaphylos* ADANS. ist aus quartären Ablagerungen in Deutschland und England bekannt.

Endlich sind Blattreste als *Erica* L. oder *Ericophyllum* CONW. aus dem Schweizer und böhmischen Miozän und dem Bernstein beschrieben, die *Erica*-ähnlich sind, aber nichts beweisen. *Erica arborea* L. ist im Quartär von Madera gefunden wurden.

### Reihe Primulales.

Fam. Myrsinaceae. Beweise für das fossile Vorkommen von M. bieten am ehesten die im Bernstein erhaltenen Blütenreste von *Berrendtia* GÖPP. und *Myrsinopsis* CONW., freilich fehlen diesen die Frucht-

knoten, daher noch immer Zweifel möglich sind (Fig. 318). Blattreste in größerer Anzahl aus dem europäischen und grönländischen Tertiär werden als Arten von *Myrsine* L., *Myrsinites* ETT., *Pleioimerites* ETT., *Ardisia* SW., *Icacoraëa* AUBL., *Maesa* FORSK. beschrieben; unter ihnen stehen einige *Myrsine*-Formen wie *M. celastroides* SAP. u. a. aus Südfrankreich rezente Arten von den Azoren nahe; für die Mehrzahl der hierher gestellten Blattreste fehlt aber die Sicherheit der Bestimmung; sie werden daher besser als *Myrsinophyllum* bezeichnet.

### Reihe Ebenales.

Fam. Sapotaceae. Blattreste, den Gattungen *Achras* L., *Sideroxylon* L., *Bumelia* SW., *Chrysophyllum* L., *Mimusops* L. zugeteilt oder unter die Sammelgattung *Sapotacites* ETT. gebracht, werden aus der Kreide Grönlands und Nordamerikas und aus dem Tertiär Nordamerikas, Europas (von Südfrankreich bis zur Ostsee), auch aus dem Tertiär

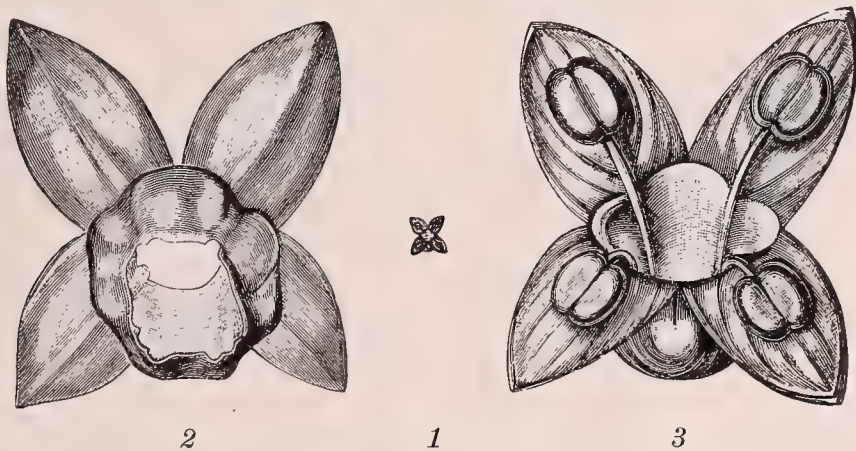


Fig. 318. *Myrsinopsis succinea* CONW., Bernstein, 1 nat. Gr., 2, 3 vergr. 10:1. (Nach CONWENTZ.)

Sumatras, Australiens und Südamerikas angeführt. Unter den Blättern gehören manche der Familie wahrscheinlich an, einer bestimmten Gattung sind sie aber nicht zuzuweisen; die gut erhaltenen Blätter werden darum besser als *Sapotacites* bezeichnet. Die den S. zugeschriebenen fossilen Fruchtreste besitzen nichts Beweisendes für ihre Zugehörigkeit.

Fam. Ebenaceae. Zahlreiche meist auf Blätter begründete fossile Arten sind bekannt gegeben aus den Gattungen: *Diospyros* DALECH.; neben Blättern sind Kelche, Blüten und Früchte erhalten; die ältesten Fruchtreste entstammen der libyschen Kreide, weitere aus der Kreide Nordamerikas und Grönlands; mit Blättern, Blütenresten und Früchten erweist sich die Gattung während der ganzen Tertiärzeit vertreten sowohl in Nordamerika, dem arktischen Gebiete, Europa und Nordasien wie in Java und Sumatra; manche Art, wie *D. brachysepala* A. BR. (Fig. 319, 1, 2) war weit über die ganze nördliche Hemisphäre verbreitet. Im Pliozän Nordamerikas tritt die rezente *D. virginiana* L. auf, eine der lebenden *D. Lotus* L. nahestehende Form im französischen Pliozän.

*Royena* L., mit Früchten in der Kreide Libyens zuerst auftretend, ist mit Blättern, Blüten und Früchten im europäischen Tertiär erhalten (Fig. 319, 3, 4). Zu *Euclea* L. werden Blätter aus dem Mittel- und südeuropäischen Tertiär gestellt. *Maba* FORST. (*Macreightia* DC.) hat Kelchreste im Tertiär Mitteleuropas und Nordamerikas hinterlassen (Fig. 319, 5, 6).

Fam. Symplocaceae. Während die als *Symplocos*-B. bezeichneten tertiären Blattreste zweifelhaft sind, wird das tertiäre Vorkommen der Familie durch Funde von Blüten im französischen Eozän und deutschen Oligozän bewiesen (Fig. 319, 8—11); ferner sind verschiedene Steinkerne zu *Symplocos* gestellt worden, von denen die Deutung von *S. gregaria* A. B. (Samland und Wetterau) gesichert erscheint.



Fig. 319. 1, 2 *Diostryros brachysepala* A. BR., Oligozän-Miozän. 3, 4 *Royena graeca* UNG., Miozän von Kumi. 5, 6 *Macreightia germanica* HEER, Miozän der Schweiz. 7 *Styryax stylosa* HEER, Miozän der Schweiz. 8—11 *Symplocos Bureauana* SAP., 8, 10  $\frac{3}{4}$  d. nat. Gr., 9, 11 vergr. 3:1. (Nach HEER, UNGER, SAPORTA.)

Fam. Styracaceae. Aus dem Tertiär Nord- und Südamerikas, Europas und Japans sind Blätter und Früchte zu *Styryax* L. gezogen worden, die zum Teil zweifelhaft sind. Blütenreste liegen aus dem Oligozän der Provinz Sachsen vor, die sicher mit *Styryax* verwandt sind (Fig. 319, 7).

### Reihe Contortae.

Fam. Oleaceae. Zu *Olea* L. werden mit guter Begründung Blattreste aus dem Tertiär Süd- und Mitteleuropas und Nordamerikas, zu *Notelaea* VENT. solche aus dem Pliozän Frankreichs gestellt.

*Phillyrea* L. ist mit Blattresten aus quartären Ablagerungen Südfrankreichs bekannt. Nicht ganz sicher ist das tertiäre Vorkommen von *Ligustrum* L.; das rezente *L. vulgare* L. wurde in postglazialen Schichten Frankreichs gefunden. Eine mit *Nathusia* HOCHST. übereinstimmende Kapsel entstammt dem niederrheinischen Miozän (Fig. 320, 4, 5). Am besten belegt durch Funde von Blättern und Früchten ist die Gattung *Fraxinus* L., die mit Blattresten in der jüngeren Kreide Grönlands zuerst auftritt und im Tertiär mit Formen, die den rezenten Arten der Sektionen *Ornus* und *Fraxinaster* verglichen werden können, weit verbreitet über das atlantische Nordamerika, Grönland, Europa bis Sibirien war; von lebenden Arten tritt uns *F. Ornus* L. zuerst im Pliozän Frankreichs, ferner im französischen und italischen Quartär, *F. excelsior* L. im Quartär Südfrankreichs entgegen (Fig. 320, 1—3).

Fam. Loganiaceae. Nur ein ganz zweifelhaftes *Strychnos*-Blatt aus dem böhmischen Oligozän und *Strychnos*-Samen aus dem Eozän Englands kommen für die Familie in Betracht.

Fam. Gentianaceae. Von *Menyanthes* L. werden unsichere Reste aus dem arktischen und Schweizer Tertiär angeführt; sicher sind Samen von M. aus quartären Ablagerungen Englands, Frankreichs, der Schweiz und Deutschlands nachgewiesen.

Fam. Apocynaceae. Als sichere A. können die Reste von *Nerium* L. angesehen werden; zuerst mit Blättern in der jüngeren westfälischen Kreide auftretend, erscheint die Gattung mit Blättern und auch Blütenresten in mehreren Formen im französischen und englischen



Fig. 320. 1 *Fraxinus primigenia* UNG., Miozän. 2, 3 *Fraxinus macrophylla* HEER, Grönländer Tertiär. 4, 5 *Nathusia rugosa* MENZ., Niederrheinisches Miozän, 4 von außen, 5 von innen. 6 *Nerium sarthacense* SAP., französisches Eozän. 7 *Solanites Brongniartii* SAP., Oligozän Südfrankreichs. 8 *Porana oeningensis* (A. BR.) HEER, Miozän. 9 *Andromeda Goepperti* CONW., Bernstein, vergr. 6:1. (Nach UNGER, HEER, SAPORTA, CONWENTZ und Original.)

Eozän, denen sich miozäne Reste aus Österreich und Griechenland und eine pliozäne Form von *N. Oleander* L. im französischen und spanischen Pliozän anreihen (Fig. 320, 6). *Vinca* L. ist mit Blattresten im französischen Tertiär vertreten. Andere Blattreste aus dem europäischen wie aus dem südamerikanischen und neuholländischen Tertiär wurden den Gattungen *Alstonia* R. BR., *Plumiera* L., *Tabernaemontana* L., *Rauwolfia* L., *Cerbera* L., *Thevetia* L., *Allamanda* L. zugeteilt; deren Zugehörigkeit zu bestimmten Gattungen, selbst wenn sie A.-Reste sein mögen, kann nicht sicher festgestellt werden. Weitere Blätter, die den A. angehören können, werden als *Apocynophyllum* HEER (aus dem Tertiär von Europa, Java, Sumatra, Borneo und Australien) und *Neritinium* UNG., Blätter, Früchte und Samen als *Echitonium* UNG. (aus dem Eozän

Englands und Frankreichs und aus dem deutschen und österreichischen Oligozän und Miozän) bezeichnet; alle diese Reste entbehren aber der Beweiskraft für den Apocynencharakter der Pflanzen, denen sie entstammen.

Fam. Asclepiadaceae. Die den A. eingereihten, zu *Acerates* R. BR. gestellten Blätter, Früchte und Samen aus der oberen Kreide Grönlands und dem arktischen und europäischen Tertiär sind zweifelhafte Reste, bei denen weder ihre Zusammengehörigkeit noch ihre Zugehörigkeit zu den A. sicher ist. Auch das Vorkommen von *Periploca graeca* L. in quartären Tuffen Toskanas ist nicht einwandfrei sichergestellt.

### Reihe Tubiflorae.

Fam. Convolvulaceae. *Porana* BURM. ist die einzige Gattung der Familie, von der sichere fossile Reste vorliegen und zwar sind es die Kelche mehrerer Arten (bes. *P. oeningensis* HEER, Fig. 320, 8), die aus dem nordamerikanischen Tertiär und vor allem dem Schweizer, deutschen und böhmischen Oligozän und Miozän bekannt sind. Manche als *P.* beschriebene Kelchreste sind zu *Viburnum* L. oder *Hydrangea* L. mit Recht verwiesen worden. Die derselben Gattung zugeschriebenen Blattreste sind nicht sicher. Eine Convolvulaceenblüte wird auch aus der Greenriverformation Nordamerikas angegeben.

Fam. Borraginaceae. Als *Borraginites* HEER und *Heliotropites* ETT. beschriebene Blüten- und Fruchtreste des Schweizer bzw. böhmischen Oligozän und Miozän und *Ehretia*-ähnliche Früchte aus dem niederrheinischen Miozän können den B. angehören, sind aber nicht eindeutig zu bestimmen; noch weniger haben die den B. zugeschriebenen Blattreste Anspruch auf Zuverlässigkeit. Aus quartären Ablagerungen Englands sind Teilfrüchte von *Myosotis* L. bekannt.

Fam. Verbenaceae. Der Familie werden Blattreste des böhmischen Oligozäns zugerechnet, die mit *Vitex* L. und *Petraea* L. verglichen werden können; zu *Clerodendron* L. gestellte Blätter aus dem englischen Eozän und dem Oligozän der Provinz Sachsen sind ganz unsicher; außerdem sind Fruchtreste aus dem deutschen Miozän mit *V.* verglichen worden.

Fam. Labiatae. Ältere fossile Reste der Familie liegen nicht vor; nur Früchte von *Lycopus* L. und *Stachys* L. aus interglazialen Ablagerungen Englands sind bekannt.

Fam. Solanaceae. Ein als *Solanites* SAP. beschriebener Blütenrest aus dem Oligozän Südfrankreichs ist nicht ganz sicher (Fig. 320, 7).

Fam. Scrophulariaceae. Unsichere Fruchtreste des Schweizer Miozäns sind als *Veronicites* HEER und *Scrophularina* HEER beschrieben. Von *Paulownia* S. et Z. liegen Blattreste aus dem böhmischen Miozän und französischen Pliozän vor, dazu eine Kapsel Frucht aus Böhmen, die mit *P.* übereinstimmt.



Fam. Lentibulariaceae. Eine fossile *Utricularia* L. ist in alt-diluvialen Ablagerungen Norddeutschlands entdeckt worden.

Fam. Bignoniaceae. Verschiedene Blätter aus der schlesischen und böhmischen Kreide, zu *Bignonia* L. gestellt; andere aus dem österreichischen Tertiär, *Bignonia* L., *Jacaranda* JUSS., *Tecoma* JUSS. zugeteilt oder als *Bignoniophyllum* ETT. bezeichnet, sind zweifelhaft.



Fig. 321. *Catalpa crassifolia* NEWB., nordamerikanisches Miozän,  $\frac{2}{3}$  d. nat. Gr.  
(Nach NEWBERRY.)

Besser begründet ist die Annahme von Blättern, Fruchttresten und Samen mehrerer Formen von *Catalpa* JUSS. aus dem südfranzösischen Oligozän und der Blätter von *C. crassifolia* NEWB. aus dem nordamerikanischen Tertiär (Fig. 321). B.-Blätter der Gattungen *Tecoma* JUSS. und *Bignonia* L. werden aus dem Tertiär von Chile und Kolumbien angeführt.

### Reihe Plantaginales.

Fam. Plantaginaceae. Als *Plantaginopsis* FONT. werden aus der Potomacformation Nordamerikas zweifelhafte Blattrosetten mit Blütenständen bezeichnet.

### Reihe Rubiales.

Fam. Rubiaceae. Als sichere fossile R. sind die von GÖPPERT und BERENDT aus dem Bernstein beschriebenen *Enantioblastos* und *Sendelia* anzusehen; vielleicht gehören auch einige der als *Dermatophyllites* von denselben Autoren bekanntgegebenen Bernsteinreste zu den R. Reste von Blütenständen und Früchten, die aus dem rheinischen und grönländischen Tertiär als *Rubiacites* WEB. und *Galium* L. mit-

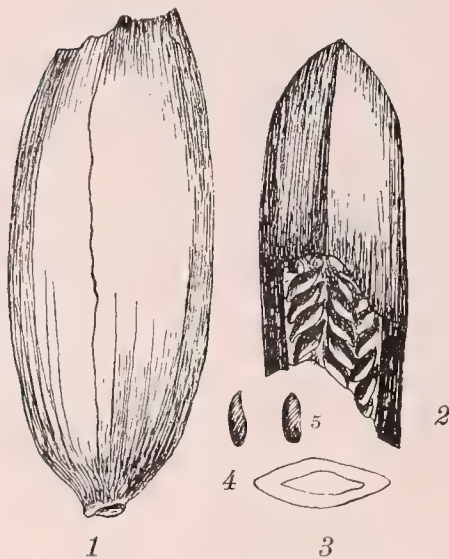


Fig. 322. *Carpolithes (Gardenia) Wetzleri* HEER, Miozän, 1, 2 Früchte, 3 im Querschnitt, 4, 5 einzelne Samen. (Nach HEER u. Original.)

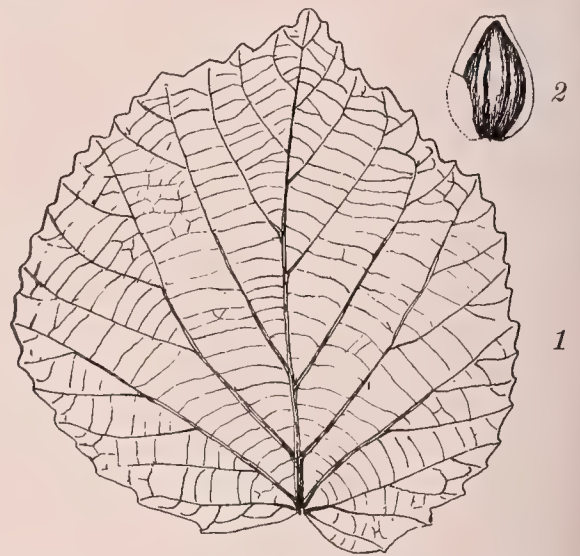


Fig. 323. *Viburnum tilioides* L. WARD. 1 Blatt, 2 Steinkern, Laramie-Schichten Nordamerikas. (Nach L. WARD.)

geteilt wurden, sind unsicher, ebenso angebliche Fruchtreste von *Naucllea* L. und *Randia* HOUST. Unsicher ist die systematische Stellung der als *Gardenia Wetzleri* HEER sp. bekannten wohl erhaltenen Früchte, die im Oligozän und Miozän Deutschlands und Englands nicht selten angetroffen werden (Fig. 322). Fossile Sammelfrüchte, die an manche rezente R. erinnern, sind als *Morinda Brongniartii* CRIÉ aus dem französischen Eozän und als *Rubiaceaecarpum* MENZ. aus dem rheinischen Miozän beschrieben worden. Noch weniger gesichert ist die Zugehörigkeit von Blattresten zu den R., die aus deutschen und nordamerikanischen Tertiärschichten als Blätter von *Cinchona* L., *Cinchonidium* UNG., *Leora* L., *Pavetta* L., *Morinda* L., *Posoqueria* AUBL., *Rondeletia* PLUM. angeführt werden. Wahrscheinlichkeit besitzt die Angabe verschiedener R.-Gattungen aus dem Tertiär Südamerikas.

Fam. Caprifoliaceae. Arten von *Viburnum* L.; durch Blätter, Blüten und Steinkerne sicher gestellt, treten zuerst in der Kreide Grönlands und Nordamerikas auf (Fig. 323); zahlreiche Formen sind im nordamerikanischen Tertiär vorhanden, die sich zum Teil über das arktische Gebiet verbreiten; in Europa treten wenige Formen im französischen und belgischen Eozän auf; einige weitere im Miozän Deutschlands, Frankreichs und der Schweiz, mehr noch im französischen Pliozän. Im Quartär Südeuropas erscheint *V. Tinus* L. Die zu *Lonicera* L. gezogenen Reste des Schweizer Miozäns sind ebenso zweifelhaft wie *Sambucus* L. im Bernstein.

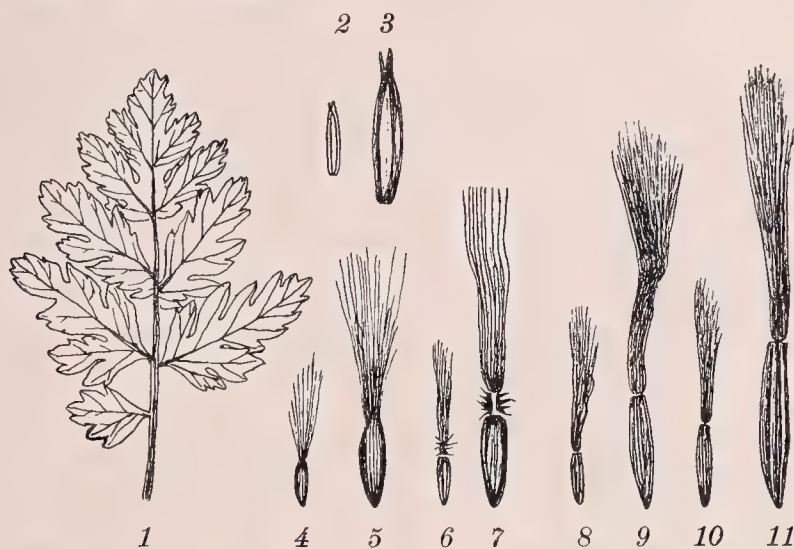


Fig. 324. 1 *Parthenites priscus* SAP., Oligozän Südfrankreichs. 2, 3 *Bidentites antiquus* HEER, Miozän der Schweiz. 4, 5 *Cypselites truncatus* HEER. 6, 7 *Cypselites bisulcatus* HEER. 8, 9 *Cypselites Schultzii* HEER. 10, 11 *Cypselites costatus* HEER, Miozän von Oeningen. 2, 4, 6, 8, 10 =  $\frac{3}{4}$  nat. Gr; 3, 5, 7, 9, 11 =  $\frac{6}{4}$  nat. Gr. (Nach SAPORTA und HEER.)

### Reihe Campanulatae.

Fam. Compositae. Der Familie sind fossile Blätter und Früchte zugeteilt worden. Von Blättern erinnern die von *Parthenites* SAP. aus dem französischen Oligozän in der Tat sehr an C.-Blätter (Fig. 324, 1); unsicher sind die Blattreste von *Hieracites* SAP., *Baccharites* SAP., *Silphidium* MASS. Häufiger werden aus dem Tertiär Frankreichs, Böhmens und der Schweiz Kompositenfrüchte als *Bidentites* HEER, *Hyoserites* ETT., *Cypselites* HEER angeführt, unter denen manche Achaenen von C. sein können (Fig. 324, 2—11).

(Abgeschlossen 27. Februar 1916.)

### Anhang (W. GOTHAN)

Angiospermenhölzer. Wie von anderen baumförmigen Gewächsen aus den verschiedenen Familien der Gymnospermen, insbesondere der Koniferen, so sind uns auch von den baumförmigen Angiospermen

zahlreiche Holzreste in den jüngeren Formationen hinterlassen worden, wenn auch in geringerer Anzahl als von den Koniferen. Sie sind wie diese oft noch fruchtbringend mikroskopisch auf die Struktur untersuchbar. Meist sind dafür nur verkieselte, kalzinierte oder sonstwie echt versteinerte Stücke brauchbar, wie sie sich schon in der unteren Kreide Englands (S. 318), viel zahlreicher aber im Tertiär der verschiedensten Weltgegenden finden. Dagegen sind einigermäßen gut erhaltene derartige Hölzer im braunkohligen Zustand selten und dann auch meist zur näheren Bestimmung nach der Struktur unbrauchbar, während man ja braunkohlige Koniferenhölzer oft noch wie rezente Hölzer mit dem Rasiermesser oder Mikrotom schneiden und präparieren kann. Es liegt dieses ungünstige Verhältnis darin begründet, daß Angiospermen-, also insbesondere dikotyle Hölzer nicht durch Harzgehalt stärker gegen Zersetzung geschützt sind wie die Koniferenhölzer, dann aber auch an dem andersartigen Aufbau der dikotylen (Laub-)Hölzer, in deren Holzkörper ja leichter zersetzbare, parenchymatische, weiche Gewebsteile mit widerstandsfähigeren (Holz- und Libriformelementen) nebeneinander vorkommen. Bei der schnell fortschreitenden Zersetzung der zarteren Gewebeteile verliert dann bald das ganze Holzgefüge den Halt und zerfällt. Besonders augenfällig sieht man dies an dem verschiedenen Verhalten der Hölzer in den Torflagern, wo Erlen-, Birken-, Hasel- und andere dikotyle Hölzer verhältnismäßig rasch weich, zerdrückbar wie ein Schwamm werden, während Kiefernstubben, *Taxus*-Stubben noch kaum nennenswert an Festigkeit verloren haben. Die dikotylen Hölzer werden so schließlich in die ganz homogene Torf- oder Kohlenmasse aufgenommen, in der dann die Koniferenstücke noch lange ihre schon äußerlich leicht kenntliche Holzstruktur bewahren. Man darf aus diesem Grunde, wenn man in vielen Braunkohlenlagern an Hölzern fast nur Koniferenhölzer erhalten sieht, nicht annehmen wollen, daß nur Koniferen an deren Zusammensetzung beteiligt wären, was mehrfach angegeben worden ist.

Trotz dieser für die Erhaltung der Angiospermenhölzer ungünstigeren Sachlage sind uns aber in verkieseltem, verkalktem Zustande zahlreiche Hölzer überliefert worden, z. T. sogar von sehr schöner Erhaltung.

Monokotylenhölzer sind naturgemäß wegen der geringen Anzahl der Bäume in deren Familien in geringerer Anzahl erhalten worden und unter ihnen spielen nur die Palmenhölzer eine nennenswerte Rolle. Seit der oberen Kreide kennt man solche, in der Kreide und im älteren Tertiär auch aus unseren Gegenden, aus jüngeren Schichten auch aus den heutigen Heimatsgebieten der Palmen; sie schließen sich (Fig. 276) in der inneren Struktur den lebenden Palmen an, die durch die in einem Grundparenchym aufwärts verlaufenden Leitbündel verhältnismäßig leicht zu erkennen sind. Man bezeichnet sie als *Palmoxylon* SCHENK und hat

davon eine ganze Reihe von „Arten“ und Artenkomplexen unterschieden. Eine neuere monographische Zusammenstellung hat STENZEL (Fossile Palmenhölzer, Beitr. Paläont. Österr. Ung. u. d. Orients, XVI, 1904, S. 107 ff.) gegeben, auf die hier verwiesen sei; man findet dort auch die Literatur in ausgiebigster Weise angeführt.

Von den baumförmigen Liliaceen (*Dracaena*, *Yucca* usw.) mit dem eigenartigen sekundären Wachstum sind noch keine echt versteinerten Stammreste bekannt; doch kann man diese noch erwarten, da sich *Dracaena* in Blattresten usw. fossil schon gefunden hat (S. 356).

Zu den fossilen Monokotyledonen „hölzern“ kann man auch einige Funde von echt versteinerten Cyperaceen- oder ähnlichen Stengel- oder Rhizomresten rechnen; von diesen war schon S. 353 *Rhizocaulon* SAPORTA erwähnt worden. Aus Ungarn hat LINGELSHEIM verkieselte Blöcke mit anderen verkieselten Rhizomstücken beschrieben (Jahresb. kgl. Ung. Geol. Reichsanst. 1917, S. 545).

Dikotylenhölzer. Weit größer ist die Anzahl der bekannt gewordenen dikotylen oder Laubhölzer. Diese schließen sich in der Art des Dickenwachstums an die Koniferenhölzer an, unterscheiden sich aber von diesen durch die Ungleichförmigkeit des Holzkörpers, von der eben schon die Rede war. Während — bis auf die Harzgänge führenden Hölzer — der Koniferenholzkörper aus gleichförmigen vertikal gerichteten Prosenchymzellen und horizontal-radial gerichteten einfachen Markstrahlen zusammengesetzt ist, haben die dikotylen Hölzer besondere größere Zellen vertikaler Richtung mit Querfächerung: die Gefäße<sup>1)</sup> (was allerdings auch die Gnetaceen haben, die, wie wir S. 245 erwähnten, fossil noch nicht bekannt sind), die meist im Frühjahrsholz durch ihre Größe auffallen, manchmal aber auch (durch den ganzen Jahresring) regelmäßiger verteilt sind. Die Gefäße besitzen hoftüpfelige, auch mehr netzförmige Skulpturen; die Querwände sind durchbrochen, manchmal leiterförmig usw. verdickt. Die Markstrahlen sind ein- bis mehrreihig, bei manchen wie bei der Eiche, der Buche teilweise sehr breit, schon dem bloßen Auge auffallend. Zur Bestimmung fossiler Dikotylenhölzer ist natürlich ebenso wie zur Bestimmung von Koniferenhölzern Kenntnis und Vergleichung der lebenden Dikotylenhölzer nötig, und damit ist es öfter nicht gut bestellt. Immerhin bieten diese Hölzer oft sicherere Unterlagen für richtige Bestimmung als viele Blattreste.

Man benutzt zur Charakterisierung die Art der Verteilung der verschiedenen Zellenelemente im Holzkörper (Gefäße, Libriform, Holzparenchym, Markstrahlen), die Art des Auftretens der Gefäße, deren

---

<sup>1)</sup> Diese fehlen nur bei wenigen Magnoliaceen (*Drimys*, *Trochodendron*), was von manchen Botanikern als primitiv aufgefaßt wird und sie mit veranlaßt, die Magnoliaceen resp. die *Polycarpiceae* als die primitivsten Dikotylen anzusehen (vgl. S. 293 u. 347).

Größe und Wandskulptur, die Art der Durchbrechung der Gefäßquerswände u. a. Eine analytische Gruppierung wie bei den Koniferenhölzern kann für die Dikotylenhölzer nicht (oder noch nicht) gegeben werden; der einzelne muß sich da, so gut wie es geht, mit der Spezialliteratur durchhelfen. Für die rezenten Dikotylen leistet SOLEREDERS „Systematische Anatomie der Dikotyledonen“ in Verbindung mit Spezialarbeiten gute Dienste. Im allgemeinen stößt man bei der Bestimmung von solchen Hölzern wohl auf größere Schwierigkeiten als bei den Koniferen, doch sind gewisse Typen leicht zu erkennen, wie manche eichen- und lianenartigen Hölzer, letztere nicht nur durch etwa vorhandenes anomales Dickenwachstum, worüber in den Lehrbüchern der Botanik Näheres zu vergleichen ist, sondern auch durch die abnorme Größe der Gefäße, die ja schon bei unseren *Clematis* und *Vitis* auffällt.

Wir müssen uns hier mit diesen allgemeinen Hinweisen begnügen, fügen aber noch einiges über die Bezeichnungsweise der Dikotylenhölzer an. Meist läßt man diese mit *-oxylon* endigen wie bei den Koniferen und *Palmoxylon*. *Ulmoxylon*, *Betuloxylon*, *Laurinoxylon*, *Vitoxylon*, *Alnoxylon* u. a. sind so gebildet und ihr Sinn versteht sich von selber. Dagegen haben einige namentlich von UNGER benannte Hölzer auch die Endung *-inium* erhalten, die sich namentlich für *Fegonium* (*Fagus*) und *Quercinium* (*Quercus*) eingebürgert hat bzw. noch nicht verändert worden ist. Im allgemeinen sollte man sich der Endung *-oxylon* bedienen, soweit nicht mit rezenten Gattungsnamen Konflikte entstehen (wie bei *Metroxylon*, *Erythroxylon*, *Sideroxylon*), die schon auf *-oxylon* endigen<sup>1)</sup>.

Dikotylenhölzer sind aus den verschiedensten Familien beschrieben worden. Wir müssen hier aus Raummangel auf Näheres verzichten. Ein Verzeichnis der älteren beschriebenen Dikotylenhölzer hat P. KAISER (Wissenschaftl. Beilage, Progr. Realgymn. Schönebeck a. E. 1890) veröffentlicht; auch in SCHENKS Handbuch (ZITTEL, Bd. II) ist ein ausgedehnteres Kapitel allerdings ebenfalls älteren Datums darüber enthalten.

<sup>1)</sup> Aus diesem Grunde hätte auch aus rein praktischen Gründen STOPES für ihre ältesten europäischen Dikotylenhölzer (Aptien) aus England (s. S. 348), statt *Aptiana*, *Sabulia*, *Hythia* usw. lieber andere Namen auf *-oxylon* wählen sollen, weil so auch ein Fernerstehender sofort weiß, daß es sich um Holzreste handelt. Das gleiche gilt von Namen wie *Nicolia*, *Lillia* u. a.

## Anhang. Die Pflanzenwelt des Quartärs

Von Dr. J. Stoller

Ann. Die Zahlen hinter den Literaturzitaten beziehen sich auf das besondere, diesem Abschnitt angehängte Literaturverzeichnis.

Die Entwicklung der Pflanzenwelt war bis zum Schluß der Tertiärzeit so weit gediehen, daß wir mit dem Beginn der Quartärperiode, die von den Geologen in die beiden Abschnitte des Diluviums und des Alluviums eingeteilt wird, schon alle Gattungen und fast alle Arten der heute lebenden Flora vorfinden. Es ist aber das Diluvium für die heutige Verbreitung der einzelnen Gattungen und Arten von grundlegender Bedeutung geworden dadurch, daß in allen Gebieten, in denen die geologischen Ereignisse der diluvialen Eiszeiten ihre lebenszerstörenden oder lebenshemmenden Wirkungen ausüben konnten, die gesamte Pflanzenwelt schweren Kämpfen um ihr Dasein ausgesetzt war.

Noch ist der wissenschaftliche Streit über die Frage nicht abgeschlossen, ob nur eine einmalige Vergletscherung dieser Gebiete stattgefunden hat, wie die Anhänger des Monoglazialismus behaupten, oder ob wir mit mehreren Glazialzeiten rechnen müssen, die von außerordentlich langen eisfreien Interglazialzeiten unterbrochen waren. Jedoch hat sich für die zweite Ansicht, die von den Polyglazialisten verteidigt wird, im Lauf der letzten Jahrzehnte so viel gut begründetes Material an Beweisen geologischer und paläontologischer Art, und zwar in letzterer Beziehung namentlich auch paläobotanischer Art aus allen genau studierten Glazialgebieten, insbesondere Europas, angesammelt, daß sie mit Fug und Recht als den Tatsachen entsprechend angesehen werden darf. Was die Zahl der Eiszeiten betrifft, so sind nach den diluvialen Verhältnissen in Norddeutschland deren drei als sicher erwiesen zu betrachten, während nach den Untersuchungsergebnissen in den Alpen und in anderen Ländern sogar mit vier Glazialzeiten zu rechnen ist. Soweit sich die folgenden Ausführungen auf Norddeutschland beziehen, sind ihnen drei Glazialzeiten (Glazial 1, 2, 3) und zwei Interglazialzeiten (Interglazial I, II) zugrunde gelegt.

Es ist klar, daß während einer Eiszeit allen von der Vergletscherung betroffenen Gebieten jeglicher Pflanzenwuchs fehlte. Mit Bezug auf Europa gilt dies einmal für alle Länder, über die die ungeheure Decke des nordeuropäischen Inlandeises sich nach Süden ausbreitete, also nicht bloß für ganz Skandinavien und Finnland, sondern auch für den größten Teil der britischen Inseln, für ganz Norddeutschland bis in die Nähe der

deutschen Mittelgebirge und für das westliche und südwestliche Rußland; sodann gilt es für große Teile der verschiedenen Mittelgebirge, soweit sie selbst Zentren kleiner Vergletscherungen waren, und ferner für die Hochgebirge der Pyrenäen, der West-, Zentral- und Ostalpen. Daß diese an Bodenfläche insgesamt gegen 6,5 Millionen Quadratkilometer bedeckenden Eisfelder auf die Temperatur ihrer Umgebung einen stark abkühlenden Einfluß gehabt haben müssen, ist schon aus rein physikalischen Gründen anzunehmen. Eine weitere Folge war das Vorherrschen von antizyklonalen, stark austrocknenden östlichen Winden, die über den nicht vergletscherten Teilen von Mitteleuropa während des Sommers namentlich aus östlicher bis nordöstlicher und während des Winters aus südöstlicher Richtung hereinbrachen. Daraus ergibt sich für diese nicht vereisten Gebiete ein trockenes Klima, das WEBER (24, 2) in Anlehnung an die Ausführungen von VAHL (23) über die quartären Steppen in Mitteleuropa in anschaulicher Weise wie folgt schildert: „Seine Winter müssen sehr kalt gewesen sein. Im Frühjahr werden sich unter dem auflockernden Einfluß der Insolation in diesem Gebiete vorübergehend barometrische Minima entwickelt haben, die diese Jahreszeit verhältnismäßig niederschlagsreich machten. Nachtfröste kamen vermutlich bis weit in den Sommer hinein vor. Mit der steigenden Temperatur verminderte sich die relative Luftfeuchtigkeit, zugleich wuchsen die barometrischen Gradienten in der Richtung nach dem Landeise, und heftige Staubstürme, die Ursache der mitteleuropäischen Lößablagerungen, waren die Folge“.

Dieses aus physikalisch-geologischen und klimatischen Gründen gefolgerte glaziale Klima im nicht vergletscherten Teile Europas steht ganz im Einklang mit den Ergebnissen zahlreicher paläobotanischer Untersuchungen, die erkennen lassen, daß im nicht vereisten Teile Mitteleuropas zur Glazialzeit nur ein solches Pflanzenleben stattfand, das eine Steppenflora im weitesten Sinne hervorbrachte. Insbesondere konnte sich in der Umgebung des oszillierenden Eisrandes wenigstens zur Zeit der stärksten Auswirkung des glazialen Klimas, also auf dem Höhepunkt der Vereisung, nur eine dürftige Flora von tundrenartigem Charakter behaupten.

Man hat diese Tundrenflora, die bezeichnenderweise nie in Torfen, sondern stets in Tonen gefunden wird, nach dem Vorkommen von *Dryas octopetala* als Dryasflora, ihre Lagerstätten als Dryastone bezeichnet. Andere charakteristische Vertreter dieser Flora sind kriechende Weiden (insbesondere *Salix polaris*, *Salix herbacea*, *Salix myrsinites*), die Zwergbirke (*Betula nana*), *Saxifraga oppositifolia*, *Azalea procumbens* und mehrere Moosarten (insbesondere *Distichum capillaceum*, *Tortula ruralis*, *Timmia norvegica*, *Hypnum stellatum*, *Hypnum exannulatum*, *Hypnum flexitans*, *Scorpidium scorpioides*). Wir kennen solche Dryasfloren seit



den ersten aufsehenerregenden Entdeckungen von NATHORST (11, 1) dank dem Bemühen zahlreicher Forscher besonders aus Schweden, England, Dänemark, Rußland, Deutschland und der Schweiz. RANGE (15) hat ein ziemlich vollständiges Literaturverzeichnis darüber gegeben (bis zum Jahre 1903 reichend; die neuere Literatur siehe bei WEBER 24, 5).

Weiter entfernt vom Eisrande, also im größten Teile des nicht vereisten Gebietes von Mitteleuropa, trug die Vegetation in jenem Zeitabschnitt den Charakter einer subarktischen Steppenflora, in der Grasfluren und Moosteppiche mit eingesprengten niedrigen Sträuchern die Hauptrolle spielten, wogegen hohe Bäume und ausgedehnte Waldbestände sicher fehlten. Die Existenzmöglichkeit für *Pinus*, *Picea*, *Populus tremula* und *Betula alba* in einem solchen Klima ist zwar für manche, durch besondere Lage begünstigte Gegenden dieses Gebietes zuzugeben, allein die Tatsachen lehren, daß bisher noch in keinem Aufschluß eines Dryashorizontes des weiten Gebietes auch nur die Pollenkörner der Fichte oder der Kiefer oder anderer anemophiler Waldbäume, geschweige denn Blatt- und Holzreste von Bäumen gefunden worden sind. „Man kann demnach mit Sicherheit behaupten“, sagt WEBER (24, 2), „daß selbst in einem Abstand von vielen Kilometern vom Eisrande keine ausgedehnten Wälder anemophiler Bäume zur Zeit der Ablagerung der Dryastone bei uns vorkamen“. Zu demselben Ergebnis kommt NATHORST (11, 2) bei Besprechung der Glazialfluren von Borna in Sachsen (24, 5), Ludwinow bei Krakau (27) und am Irtysch im Gouvernement Tobolsk (22). Diese Tatsache muß ganz besonders betont werden angesichts einer Hypothese, die von den Anhängern des Monoglazialismus aufgestellt und nach der deduktiven Methode der Beweisführung zu stützen versucht wird; sie besagt in kurzen Worten, daß die Eiszeit lediglich eine Zeit vermehrter Niederschläge mit einem feucht gemäßigten, ozeanischen Klima, also einem Klima mit milden Wintern und kühlen Sommern gewesen sei. Mit dieser Hypothese, die im Malaspinagletscher am Fuße des Eliasberges in Alaska das heutige Analogon zur diluvialen Vergletscherung Europas sieht, versucht mit Bezug auf die diluviale Pflanzenwelt vor allem BROCKMANN-JEROSCH (3) die an zahlreichen Örtlichkeiten der vergletschert gewesenen Gebiete festgestellte Tatsache zu erklären, daß zwischen einwandfrei glazialen Ablagerungen Schichten vorkommen, in denen Pflanzenreste eingebettet liegen, die eine Flora von durchaus gemäßigtem Klima anzeigen. Den Widerspruch, der darin liegt, daß außer solchen Fundstellen auch zahlreiche andere vorhanden sind, die reine Dryasfluren geliefert haben, erklärt er mit der Annahme, die Dryasflora hätte für alle Fundorte nur eine lokale Bedeutung und sei auf einen schmalen Saum entlang dem jeweiligen Eisrand beschränkt geblieben. Der monoglazialistischen Auffassung von der diluvialen Eiszeit ist aber von vielen Seiten sowohl mit geologischen als mit phyto-

paläontologischen Gründen entgegengetreten worden (z. B. NATHORST 11, 2, PENCK 8, WEBER 24, 2, 6).

Wir betrachten fossilführende Diluvialschichten als interglazial, wenn sie von einwandfreien Ablagerungen zweier Vergletscherungen eingeschlossen, d. h. unter- und überlagert werden, und wenn die festgestellten Organismen nachweislich am Ort der Fundstelle oder doch in deren Nähe gelebt haben und ein nicht ständig glaziales Klima anzeigen. Alle bisherigen Funde von interglazialen Pflanzengesellschaften haben als wesentliche Merkmale erkennen lassen, daß ihre Floren in der Hauptsache mit den heutigen Floren der Fundstellen übereinstimmen und auf ein gleiches, z. T. sogar auf ein etwas wärmeres Klima schließen lassen, als das heutige der betreffenden Gegend ist. Dafür liegen heute schon zahlreiche Fundberichte sowohl aus dem Bereiche des nordeuropäischen Landeises als aus den Gebieten der selbständigen Vergletscherungen der Alpen und der Karpathen vor. Hinzu kommt als weiteres Merkmal, daß die Wanderungen der interglazialen Floren sich nach einem bestimmten Gesetze in bestimmter zeitlicher Reihenfolge vollzogen, was durchaus gegen die Auffassung der Monoglazialisten von einem Nebeneinander und Durcheinander glazialer und interglazialer Floren spricht.

Die in neuerer Zeit mehr und mehr angewandte, am intensivsten und erfolgreichsten wohl von C. A. WEBER, dem verdienstvollen Botaniker an der Moorversuchsstation in Bremen, ausgeübte Methode der sorgfältigsten und alle, auch die kleinsten Schichtlagen gesondert berücksichtigenden Durcharbeitung einer pflanzenführenden Schicht hat mit Bezug auf die Interglazialfloren des norddeutschen Flachlandes gezeigt, daß ein gesetzmäßiger Wechsel dieser Floren stattfand. Zu unterst, dicht über den glazialen Ablagerungen, findet sich eine Flora, die der Dryasflora nahesteht und charakterisiert ist durch die Zwergbirke (*Betula nana*), kriechende Weiden (z. B. *Salix reticulata*, *S. myrsinites*), verschiedene Moose (z. B. *Hypnum turgescens*, *H. Richardsoni*, *H. giganteum*) und Wassergewächse (wie *Potamogeton filiformis*, *Myriophyllum spicatum*). Dann tritt eine Flora auf, in der zunächst *Pinus silvestris*, viel später *Picea excelsa* und z. T. *Abies pectinata* die herrschenden Nadelbäume sind. Von Laubbäumen treten in der unteren Hälfte dieses mittleren Horizontes, etwa gleichzeitig mit der Kiefer wohl *Populus tremula* und *Betula alba* auf. Besonders wichtig ist aber stets die obere Hälfte des mittleren Horizontes. Hier stellt sich regelmäßig eine üppige Flora von Laubbäumen eines durchaus gemäßigten Klimas ein. Sie enthält vor allem Eichen (*Quercus robur* und *sessiliflora*), Linden (*Tilia platyphyllos* und *parvifolia*), ferner *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus* und *A. campestre*, *Fraxinus excelsior*, *Fagus sylvatica*, *Carpinus Betulus*, *Betula verrucosa* und *B. pubescens* und *Alnus glutinosa*.

*nosa* neben *Corylus Avellana*, *Crataegus Oxyacantha* und *Cornus sanguinea*. Im oberen Horizont verschwinden die Laubbäume mehr und mehr, ebenso *Abies* und *Picea*, so daß schließlich nur noch *Betula* und *Pinus* als Vertreter des Waldes übrig bleiben. Auf diese Weise schließt sich zweimal der Kreis in der Reihenfolge der diluvialen Floren Europas von Glazial über Interglazial zu Glazial, und wir können die Abschnitte solch einer Zeitspanne nach den am meisten charakteristischen Pflanzenarten einteilen in Dryaszeit, Birken-Kiefern-Zeit, Eichen-Buchen-Fichten-Zeit, Birken-Kiefern-Zeit, Dryas-Zeit. WEBER (24, 1) hat die wichtigsten, bis zum Jahre 1902 in Mitteleuropa bekannt gewordenen diluvialen Floren, nach Fundorten getrennt, zusammengestellt. Die dort durchgeführte Einordnung der einzelnen Floren in die Zeitabschnitte „Präglazial, 1. Eiszeit, I. Interglazialzeit, 2. Eiszeit, II. Interglazialzeit, 3. Eiszeit“ entspricht aber nicht mehr in allen Teilen dem heutigen Stande der Diluvialforschung. Als Beispiele aus dem nordeuropäischen Glazialgebiete mögen folgende Lokalitäten genannt sein:

- a) für Interglazial I: Cromer forest bed (24, 1 und 17), Tegelenstufe bei Tegelen<sup>1)</sup> (17) und Cleve (5), Seelze (21, 6), Krölpä (21, 7);
- b) für Glazial 2: Hangendes des Cromer forest bed (24, 1), Deuben (24, 1), Borna (24, 5);
- c) für Interglazial II: Grünental in Holstein (24, 1), Lauenburg a. d. Elbe (21, 5), Honerdingen (24, 1), Rabutz (24, 6);
- d) für Glazial 3: Hangendes des Torflagers bei Grünental i. Holstein (24, 1), Marggrabowā (21, 4), Nusse und Lübeck (15).

Auch für die interglazialen Floren der Gebirge gilt, daß sie in ihren Grundzügen mit den heutigen übereinstimmen. So trugen die Alpen auf ihrer Nordseite nach PENCK (22, Bd. III, S. 1157) in 400 bis 600 m Meereshöhe die auch heute dort herrschenden Waldbäume *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Quercus*, *Acer*, *Betula*; dazu gesellte sich *Corylus*, *Taxus* u. a. Und wie der interglaziale Wald der Nordseite den Typus des baltischen Florengebietes trug, so zeigte die Südseite (vergl. namentlich das Vorkommen von *Pinus Peuce* bei Pianico, *Castanea sativa* ebenda und im Vigezzotale, *Aesculus hippocastanum* bei Seffe — a. a. O. S. 821) den Typus des illyrischen Florengebietes. Nach BECK (2) drang die wärmeliebende illyrische Gebirgsflora des Karstes in die östlichen Alpen vor und besiedelte die montane Region derselben. Da die erwähnte gesetzmäßige Reihenfolge in der interglazialen Florenentwicklung eines Gebietes sich im großen Ganzen auch für das Alluvium nachweisen läßt, also mit Bezug auf die Besiedelung der Gebiete durch die heute lebende

<sup>1)</sup> Nach CL. REID u. a. soll zwar die Tegelenstufe pliozän sein, ich halte sie aber aus geologischen Gründen (s. 21, 6) für diluvial und zwar = Interglazial I.

Pflanzenwelt sich seit dem Ende der letzten Eiszeit wiederholt hat, müssen wir schließen, daß nicht lediglich klimatische Ursachen, deren wichtigste meßbare Faktoren Temperatur und Feuchtigkeit der Luft sind, der Pflanzenverbreitung Wanderstraßen und Reihenfolge vorschreiben, sondern daß ihr noch andere Gesetze (vgl. z. B. die Faktoren, die in der Bodenbeschaffenheit, in den Verbreitungsmitteln der verschiedenen Pflanzenarten, in dem langsamen oder raschen Wachstum der Individuen liegen) zugrunde liegen, Gesetze, die wir z. T. noch gar nicht kennen; sie zu erforschen ist eine dankbare Aufgabe der ökologischen Pflanzengeographie, die seit dem Erscheinen von WARMING's grundlegendem „Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie“ im Jahre 1895 schon viel versprechende Ergebnisse zu verzeichnen hat.

Als Tatsache steht jedenfalls fest, daß die Diluvialzeit für die gesamte Pflanzenwelt eine Zeit ungewöhnlicher Wanderungen war, deren äußeren Anlaß die Eiszeiten gaben. Alles kam in Bewegung: Tundrenfloren rückten in das Gebiet der Steppenpflanzen vor, diese wiederum verdrängten die Pflanzen des Waldgebietes usw. Mit dem Ende einer Eiszeit vollzog sich dann dieser Prozeß wieder rückwärts. So stellt sich dieses Wandern der Pflanzenwelt als eine allgemeine, mehr oder weniger gleichmäßige Verschiebung der Florengürtel der Erde dar. Die sich ausbreitenden Eismassen schoben gleichsam die ganze lebende Pflanzenwelt ihrer nähern und weitem Umgebung vor sich her. Was die Pflanzenwanderungen der Diluvialzeit im besondern betrifft, so interessieren hier vor allem die Wege und Richtungen, die die Floren der von den Vergletscherungen betroffenen Gebiete Europas und Nordamerikas zu nehmen gezwungen waren. Nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnis lassen sie sich vorläufig nur in allgemeinen Umrissen darlegen. Die Floren Nordamerikas, Mittel- und Nordeuropas sowie Ostasiens enthielten noch am Ausgang des Tertiärs (im Pliozän) viele gemeinsame Elemente und dokumentierten sich dadurch als Teile eines zusammenhängenden arktotertiären Florenreichs. Durch die aus dem hohen Norden vordringenden Vergletscherungen nach Süden gedrängt, erlitten nun die Floren Nordamerikas und Europas ganz verschiedene Schicksale.

Im östlichen Nordamerika, dessen Gebirgszüge nordsüdlich gerichtet sind, konnten die klimatisch empfindlichen Florenelemente der Ebenen und Tiefländer, die den Unbilden einer nahenden Eiszeit nicht standzuhalten vermochten, unbehindert von den Gebirgen entlang den Talwegen und über niedrige Pässe genügend weit nach Süden ausweichen und von diesen Zufluchtsstätten aus beim Wiedereintritt der für sie günstigen Lebensbedingungen die alten Gebiete neu besiedeln. Daher sind in Nordamerika noch in der jetzt lebenden Flora tertiäre Typen reichlich vertreten (z. B. *Magnolia*, *Liriodendron*, *Liquidambar*, *Carya*,

*Taxodium*, *Pinus Strobus*). In Europa dagegen war vielen klimatisch empfindlichen Florenelementen, namentlich solchen, die sich nur langsam ausbreiten, durch die in Richtung der Parallelkreise streichenden Mittelgebirge und besonders durch die Hochgebirge der Alpen und der Pyrenäen die Wanderung nach den Mittelmeerländern erschwert oder gar unmöglich gemacht. Für viele ozeanische Arten kamen aus diesem Grunde lediglich die pazifischen Gebiete Frankreichs, Belgiens und Hollands, für die kontinentalen Typen der Südosten Europas als Zufluchtsstätten in Betracht. Von ihnen aus mußten sie nach dem Ende einer Eiszeit ihre alten Wohnsitze wieder erobern. Aber viele Arten haben infolge der für sie ungünstigen Verbreitungsverhältnisse während der Diluvialzeit in Europa ihre alten Wohnsitze nur zum Teil wieder erreicht; viele sind in Europa verloren gegangen, während sie in Nordamerika, in Kleinasien, Nordafrika usw. sich bis zur Gegenwart weiter entwickelt haben; viele sind auch ganz ausgestorben. So kennen wir in Mitteleuropa manche tertiären Florenelemente zwar noch aus dem Interglazial I, aber nicht mehr aus dem Interglazial II; sie sind also für dieses Gebiet seit der zweiten Eiszeit verloren gegangen. Dahin gehören z. B. *Hypocoum procumbens* im Cromer forest bed (17), *Magnolia Kobus*, *Mespilus cuneata*, *Vitis vinifera* aus der Tegelenstufe an der holländisch-deutschen Grenze (17), *Hydrocotyle natans* bei Hannover (21, 6), *Rhododendron ponticum* bei Höttingen (26). Wieder andere finden sich in Mitteleuropa noch im Interglazial II, fehlen aber in der heutigen Flora dieses Gebietes. Hier sind zu nennen *Brasenia purpurea* (21, 1), *Dulichium spathaceum* (21, 2), ferner *Juglans regia*, *Buxus sempervirens*, *Ficus carica*, *Cercis siliquastrum*, *Laurus canariensis* (24, 1). Dazu kommen mehrere Typen, die heute vielleicht gänzlich ausgestorben sind. Es mögen die wichtigsten hier aufgeführt sein unter Angabe der Abhandlungen, in denen sie beschrieben und abgebildet sind:

*Actinodea faveolata* CL. REID 17, *Adenostyles Schenkii* v. WETTST. 26, *Corema intermedia* CL. REID 17, *Dulichium vespiforme* CL. REID 17, *Euryale europaea* WEB. (= syn.? *E. limburgensis* CL. REID 17) 24, 4, *Phellodendron elegans* CL. REID 17, *Picea omorikoides* WEB. 10, *Populus Fraasii* HEER 7, *Pterocarya limburgensis* CL. REID 17, *Quercus mammothi* HEER 7, *Rhamnus höttingensis* v. WETTST. 26, *Taxus höttingensis* v. WETTST. 26, *Vaccinium priscum* WEB. 10.

Für viele Arten der gegenwärtigen Floren Mitteleuropas konnte nachgewiesen werden, daß ihre heutigen zerstreuten Wohnsitze nur beschränkte Teile von einstmals viel größeren, zusammenhängenden Arealen sind, die von ihnen noch während der Interglazialzeiten besiedelt waren. Es seien nur genannt: *Najas major*, *N. minor*, *N. flexilis*, *Stratiotes aloides*, *Taxus baccata*, *Tilia platyphyllos*, *Acer tataricum*, *Ilex Aquifolium*, *Trapa natans*.

Die Wanderungen der interglazialen Hochgebirgsfloren gestalteten sich während der Eiszeiten einfacher. Sie wurden von den sich ausbreitenden Gletschern mehr und mehr nach den Ebenen und Tiefländern hinabgedrängt und sind den sich zurückziehenden Gletschern am Ende der Eiszeit wieder in die Gebirge hinauf nachgerückt. Was Europa betrifft, so hat diese Flora, wie weiter oben ausgeführt wurde, während der Eiszeiten die hauptsächlichsten Elemente der „Glazialflora“ gebildet, die in dem nicht vergletscherten Teil Mitteleuropas zwischen den Eisgebieten der Alpen im Süden und des nordeuropäischen Landeises im Norden nachgewiesen werden konnte. Diese Glazialflora ist eine Mischflora aus alpinen und arktischen Florenelementen, und es ist nur eine natürliche Folge dieses Umstandes, daß wir z. B. in der heutigen Hochgebirgsflora Skandinaviens alpine Elemente und in derjenigen der Alpen arktische Elemente vertreten finden.

In den von den verderblichen Wirkungen der Eiszeiten mehr oder weniger unbeeinflusst gebliebenen Gebieten der Erde konnten die Floren des Tertiärs sich ungestört weiter entwickeln. Je größer diese Gebiete waren und je ungestörter ein Austausch und eine Mischung der verschiedenen Florenelemente stattfinden konnte, um so entwicklungsfähiger, d. h. variationsfähiger blieben diese Floren, wie z. B. im zentralen China, wo zahlreiche Gattungen der heutigen Flora durch so viele Zwischenformen miteinander verbunden erscheinen, daß die Abgrenzung der einzelnen Gattungen oft auf große Schwierigkeiten stößt. In Gebieten dagegen, die für einwandernde Arten nur ungünstige Zugangsverhältnisse besitzen, bildeten sich aus diesem Grunde mehr und mehr isolierte Typen heraus. Wir sehen das z. B. an der Flora der Mittelmeerländer, wo sich bis in die Gegenwart zahlreiche tertiäre Typen erhalten haben, deren Vertreter in nördlicheren Breiten Europas längst ausgestorben sind, z. B. *Ostrya*, *Nerium*, *Chamaerops*, *Myrtus*, *Laurus*, *Ficus*, *Coriaria*, *Smilax*, *Pistacia*, *Vitis* (4).

Es ist weiter oben darauf hingewiesen worden, daß in den von den diluvialen Vergletscherungen betroffenen Gebieten die Besiedelung des Bodens nach dem Ende der letzten Eiszeit, also in der Alluvialzeit, durch die jetzt lebende Pflanzenwelt im großen Ganzen sich in derselben Reihenfolge abspielte, die wir für das Diluvium kennen gelernt haben. Es möge auf diesen Gegenstand, der von der genetischen zur floristischen Pflanzengeographie hinüberleitet, an dieser Stelle nur kurz und nur insoweit eingegangen werden, als er sich auf das in diesem Punkte paläobotanisch am besten erforschte mittel- und nordeuropäische Gebiet bezieht. Seitdem JAPETUS STEENSTRUP (20) auf Grund seiner Untersuchungen an Torfmooren im nördlichen Seeland im Jahre 1842 für Dänemark die vier Perioden der *Populus tremula*, *Pinus*, *Quercus* und *Fagus* aufgestellt hatte, wurden ähnliche Torfuntersuchungen in ver-

schiedenen Ländern, vor allem in Schweden, Norwegen und Deutschland, aber auch in England, Holland, Frankreich unternommen. In neuerer Zeit wurden sie so ziemlich auf alle mit Mooren gesegneten europäischen Länder ausgedehnt und haben wichtige Ergebnisse gezeitigt, die eine glückliche Ergänzung, z. T. auch Berichtigung der seitens der floristischen Pflanzengeographie auf deduktivem Wege gewonnenen Anschauungen über die Pflanzenverbreitung seit dem Ende der letzten Eiszeit darstellen.

Die von STEENSTRUP für Dänemark aufgestellte Einteilung und Reihenfolge der alluvialen Vegetationsperioden hat sich im allgemeinen auch für die andern Länder Nordeuropas bestätigt. So wies HOLMBOE (8) für Norwegen nach, daß auf die spätglaziale (= diluviale) *Betula nana*-Periode nacheinander die Birkenzone, die Kiefernzone, die Eichenzone und die Fichtenzone (*Betula*-, *Pinus*-, *Quercus*-, *Picea*-Zone) folgten, welche letztere in die heute herrschende Heidezone übergeht. Für Schwedens Pflanzenwelt darf wohl in allgemeinen Umrissen die von G. ANDERSSON (1) gegebene Fünfteilung ihrer Entwicklungsstufen als richtig angesehen werden; es sind: 1. die spätglaziale (= diluviale) Dryasflora oder arktisch-alpine Flora, 2. die Birken(*Betula*-)flora, 3. die Kiefern(*Pinus*-)flora, 4. die Eichen(*Quercus*-)flora, 5. die Buchen(*Fagus*-) und Fichten(*Picea*-)flora (nebst allgemeiner Verbreitung der Kulturpflanzen des Menschen). Während Kiefer, Eiche und Buche von Südwesten her nach Schweden vordrangen, wanderte die Fichte von Osten her, über Finnland, ein. Dabei darf freilich nicht verkannt werden, daß der Verlauf der Florenentwicklung hier wie überall im einzelnen sehr kompliziert gewesen ist und vom allgemeinen Schema da und dort abweicht. Das zeigen die zahlreichen Spezialuntersuchungen SERNANDERS (18) und seiner Schüler. In Finnland konnte LINDBERG (9) die Entwicklung der nacheiszeitlichen Flora nach folgendem Schema gliedern: Dryaszone (spätglazial = diluvial), Kiefer-Birken-Zone, Fichten-Linden-Zone, Kiefer-Fichten-Birkenzone. Auch im norddeutschen Flachlande führte die schichtmäßige Untersuchung zahlreicher Torfmoore zu einer Gliederung des Alluviums nach Florenhorizonten, die auf eine hier nur kurz währende spätglaziale (= diluviale) Dryas- und Zwergbirkenperiode folgten und nach den vorherrschenden Waldbäumen als Birken-Kiefern-Zone, Eichen-Zone, Buchen- und Fichten-Zone bezeichnet werden können (21, 3 und 25). Während sich H. POTONIÉ (14) namentlich der Erforschung des geologischen Aufbaues der rezenten Torflager widmete, hat sich C. A. WEBER um die botanische Erforschung der alluvialen Moore Norddeutschlands besonders verdient gemacht. Ihm verdanken wir auch die Ermittlung des nachfolgenden Schemas, das die Entwicklung und den Aufbau der norddeutschen Moore im allgemeinen wiedergibt (24, 3).

Oligotrophe Torfbildungen	1.	Jüngerer Sphagnumtorf (Sphagnetumtorf).	} semiterrestrische
		Scheuchzerieto-Sphagnetumtorf	
	2.	Grenzhorizont: Callunetum- oder Eriophoretumtorf aus <i>E. vaginatum</i>	} terrestrische
Mesotrophe Torfbildungen	3.	Älterer Sphagnumtorf (Sphagnetumtorf)	} semiterrestrische
	4.	Scheuchzerietumtorf oder Cariceto-Sphagnetumtorf	} telmatische
		Eriophoretumtorf aus <i>E. vaginatum</i>	
	5.	Pineto-Betuletumtorf	} terrestrische
Eutrophe Torfbildungen	6.	Alnetumtorf	} semiterrestrische
	7.	Phragmitetumtorf	} telmatische
		8.	
	9.	Lebermulde	} limnische
	10.	Kalkmulde	} Bildung
	11.	Tonmulde	
	12.	Diluvialboden	

Was den Gang der klimatischen Verhältnisse vom Ende der letzten Eiszeit bis zur Gegenwart in dem soeben besprochenen Teilgebiet des ehemaligen europäischen Inlandeises betrifft, so hat die von BLYTT auf Grund seiner Untersuchung norwegischer Moore aufgestellte Theorie eines viermaligen Wechsels von trockenen und feuchten Perioden (arktische, subglaziale, subarktische, infraboreale, boreale, atlantische, subboreale, subatlantische Periode) und demnach von kontinentalen und insularen Klimaten einer kritischen Nachprüfung nicht standhalten können und mußte eine weitgehende Einschränkung erfahren. Man lehnt jetzt nach den Ergebnissen der neueren geologischen Forschungen im Baltikum die Einteilung der klimatischen Zeitperioden meistens an die geologische Geschichte der Ostsee an, weil das Klima des ganzen Gebietes in mancher Beziehung von ihr abhängig war, und spricht demgemäß von einer Yoldiazeit, Ancyluszeit, Litorinazeit und Jetztzeit. SERNANDER teilt die Ancyluszeit, die in der Hauptsache mit der Kiefernzeit zusammenfällt, in eine subarktische und eine subboreale Periode, in welcher letzterer die Eiche wenigstens bis Nerike vordrang. Ferner teilt er die Litorinazeit in die atlantische, die subboreale und die subatlantische Periode. Die letztere leitet in die Jetztzeit über. In die erste Hälfte der Litorinazeit fällt das Klima-Optimum Schwedens mit einer Sommertemperatur, deren Mittel das jetzige um 2,4—2,7° übertraf. Gegen das Ende der Litorinazeit, nämlich in der subatlantischen Periode SERNANDERS (mit der die Eisenzeit in Schweden beginnt), trat nach diesem Forscher die postglaziale Klima-



verschlechterung ein mit einem Klima, das nicht nur feuchter, sondern auch rauher und kälter war als heute. Damals setzte zugleich eine Neubildung und Vergrößerung von Sümpfen und Mooren ein, „ohne Seitenstück in postglazialer Zeit“. Nach ANDERSSON dagegen läßt sich nur ein einmaliger, gegen Ende der Ancyluszeit beginnender und bis tief in die Litorinazeit anhaltender Klimawechsel nachweisen. Er enthält das erwähnte Klima-Optimum Schwedens, ein für die schwedische Flora überaus wichtiger Zeitabschnitt, in dem die Eiche, die Ulme (*Ulmus*), die Hasel (*Corylus*) und andere wärmeliebende Arten weit über ihre heutige Verbreitungsgrenze hinaus gegen Norden vordrangen. Auch die norddeutschen Moore lassen keinen auffälligen, auf mehrere starke Klimaschwankungen zurückzuführenden Wechsel in ihrem Aufbau erkennen, mit der einen Ausnahme des „Grenztorfes“, der auf eine säkulare Trockenperiode schließen läßt. Sie trat zu einer Zeit ein, als in Norddeutschland die Eiche längst der vorherrschende Waldbaum war und vielerorts schon die Fichte sich angesiedelt hatte.

Was endlich das Gebiet der Alpen betrifft, so lassen die schweizerischen Moore, die von FRÜH und SCHRÖTER (6) einer eingehenden Untersuchung unterzogen worden sind, von allen in Skandinavien und z. T. in Norddeutschland festgestellten, deutlich unterscheidbaren Veränderungen nach Pflanzenwelt und Klima nichts erkennen. Als typische Schichtfolge der in der Schweiz am häufigsten vorkommenden „extralakustren Mischmoore“ gilt nach den genannten Forschern die folgende:

- |           |   |  |
|-----------|---|--|
| Hochmoor  | { | f) Callunetum oder Pinetum, das Schlußglied des austrocknenden Moores. Austrocknung durch natürliche Ursachen (Erosion) oder durch den Menschen. |
|           | { | e) Eriophoreto-Sphagnetum.   |
|           | { | d) Scheuchzerietum, Zwischenschicht zwischen Flach- und Hochmoor.  |
| Flachmoor | { | c) Cariceto-Arundinetum.   |
|           | { | b) Erlenbruch-Torf oder Trifarietum oder schon Cariceto-Arundinetum.   |
|           | { | a) Mineralischer Untergrund; wenn Glaziallehm, mit Glazialpflanzen.  |

Dagegen unterscheidet SCHREIBER (19) in den Mooren Salzburgs von unten nach oben: älteren Riedtorf, älteren Bruchtorf, älteren Moostorf, jüngeren Bruchtorf, jüngeren Moostorf, rezenten Bruchtorf. Er erblickt in diesem Profil einen dreimaligen Wechsel des Klimas (nämlich: kontinental; warm trocken; kühl, feucht, trüb; gemäßigt trocken; kühl, feucht, trüb; gemäßigt trocken). Es scheint nach allem, daß im Bereich der alpinen Vergletscherung die postglaziale (= alluviale) Besiedlung des Bodens durch die heutige Pflanzenwelt im allgemeinen einfacher

und gleichmäßiger vor sich gegangen ist als in Nordeuropa, wo bedeutungsvolle geographische Veränderungen, die mit der Hebung und Senkung des Ostseebeckens zusammenhängen, einen entscheidenden Einfluß auf die Einwanderung der Flora gehabt haben.

In der floristischen Pflanzengeographie spielt der Begriff „Relikt“ eine große Rolle bei der deduktiven Beweisführung für die ehemaligen Verbreitungswege sowohl ganzer Pflanzengesellschaften als einzelner Arten. Vom paläobotanischen Standpunkt aus kann der Reliktencharakter einer Pflanze für einen bestimmten Standort nur dann anerkannt werden, wenn der Nachweis zu erbringen ist, daß die Art an diesem, von ihrem heutigen geschlossenen Verbreitungsbezirk isolierten Standort seit ihrer in eine frühere Zeit fallenden Zuwanderung gelebt hat; zum mindesten muß der Boden ihres heutigen Standortes „biologisch unverändert geblieben sein seit der Zeit, in der die fragliche Pflanze in dem Lande weit verbreitet war“ (24, 2, S. 116). Unter dieser Einschränkung gibt es z. B. in Schweden Reliktenstandorte für die Hasel, für *Trapa natans* und manche andere Arten, die während des Klima-Optimums ihre nördlichste Verbreitungsgrenze erreichten, von der sie seitdem infolge Verschlechterung des Klimas mehr oder weniger weit wieder nach Süden zurückgedrängt wurden. Nicht aber kann z. B. das Vorkommen von *Betula nana* bei Bodenteich in der Lüneburger Heide und bei Neulinum in Westpreußen (24, 2) oder das Vorkommen einiger lusitanischer Arten wie *Erica ciliaris*, *Erica mediterranea* und *Pinguicula lusitanica* im südwestlichen England und Irland (16) dafür gelten (s. auch S. 442).

### Literaturverzeichnis

1. ANDERSSON, G. Die Entwicklungsgeschichte der skandinavischen Flora. Résult. scientif. du Congrès intern. de Botan. Wien 1905.
2. BECK VON MANAGETTA, G. 1. Über die Bedeutung der Karstflora in der Entwicklung der Flora der Ostalpen. Résult. scientif. du Congrès intern. de Botan. Wien 1905. 2. Die Vegetation der letzten Interglazialzeit in den österreichischen Alpen. Lotos LVI, 1908.
3. BROCKMANN-JEROSCH, H. 1. Die fossilen Pflanzenreste des glazialen Deltas bei Kaltbrunn (bei Uznach, Kanton St. Gallen) und deren Bedeutung für die Auffassung des Wesens der Eiszeit. Habilit.-Schrift St. Gallen 1910. 2. Der Einfluß des Klimacharakters auf die Verbreitung der Pflanzen und Pflanzengesellschaften. Englers Bot. Jahrb. für System. usw. Bd. 49, Heft 3—4, Beibl. Nr. 109, 1913. 3. Weitere Gesichtspunkte zur Beurteilung der Dryasflora. „Heim-Festschrift“ Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich LXIV, 1919.
4. ENGLER, A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. Leipzig 1879—1882.
5. FLIEGEL, G. und J. STOLLER. Jungtertiäre und altdiluviale pflanzenführende Ablagerungen im Niederrheingebiet. Jahrb. d. K. Pr. Geol. Landesanst. f. 1910, Bd. XXXI, T. I.

6. FRÜH, J. und C. SCHRÖTER. Die Moore der Schweiz mit Berücksichtigung der gesamten Moorfrage. Beiträge zur Geologie der Schweiz. Geotechn. Serie, III. Lief., Bern 1904.
7. HEER, O. Urwelt der Schweiz. I. Aufl. Zürich 1865.
8. HOLMBOE, J. Planterester i Norske torfmyrer. Et bidrag til den norske vegetations historie after den sidste istid. Vidensk. Selsk. Skrifter. I. Math.-naturv. Klasse. Kristiania 1903.
9. LINDBERG, H. Phytopaläontologische Beobachtungen als Belege für postglaziale Klimaschwankungen in Finnland. Die Veränderungen des Klimas seit dem Maximum der letzten Eiszeit. 11. Internat. Geologenkongreß. Stockholm 1910.
10. MÜLLER, G. und C. A. WEBER. Über eine fröhdiluviale und vorglaziale Flora bei Lüneburg. Abh. d. K. Pr. Geol. Landesanst. N. F. Heft 40, Berlin 1904.
11. NATHORST, A. G. 1. Om några arktiska växtlämningar i en sötvattenslera vid Alnarp i Skåne. Lunds Univers. Årskr. 1870. 2. Neuere Erfahrungen von dem Vorkommen fossiler Glazialpflanzen und einige darauf besonders für Mitteleuropa basierte Schlußfolgerungen. Geol. Fören. i Stockholm Förhandl. Bd. 36, Heft 4, 1914.
12. PENCK, A. und E. BRÜCKNER. Die Alpen im Eiszeitalter. 3 Bde. Leipzig 1909.
13. PENCK, A. Richard Lepsius über die Einheit und die Ursachen der diluvialen Eiszeit in den Alpen. Zeitschr. f. Gletscherkunde Bd. VI, 1912.
14. POTONIÉ, H. Die rezenten Kaustobiolithe und ihre Lagerstätten. Abh. d. K. Pr. Geol. Landesanst. N. F. Heft 55, I—III. Berlin 1908—1912.
15. RANGE, P. Das Diluvialgebiet von Lübeck und seine Dryastone, nebst einer vergleichenden Besprechung der Glazialpflanzen führenden Ablagerungen überhaupt. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 76, Stuttgart 1903.
16. REID, CL. The relation of the present plant population of the British isles to the glacial period. „The Naturalist“ for Nov. 1911.
17. REID, CL. and EL. M. REID. The pliocene Floras of the Dutch-Prussian border. Mededeel. van de Rijksopspor. van Delfstoffen No. 6, The Hague 1915.
18. SERNANDER, R. De skano-daniska torfmossarnes stratigrafi. Geol. Fören. i Stockholm Förhandl. Bd. 31, 1909.
19. SCHREIBER, H. Vergletscherung und Moorbildung in Salzburg mit Hinweisen auf das Moorvorkommen und das nacheiszeitliche Klima in Europa. Österr. Moorzeitschr. Staab 1911—1912.
20. STEENSTRUP, J. Geognostisk-geologiske Undersøgelser af Skovmoserne Vidnesdam-og Lillemose. K. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 1842.
21. STOLLER, J. 1. Über die Zeit des Aussterbens der *Brasenia purpurea* MICHX. in Europa, speziell Mitteleuropa. Jahrb. d. K. Pr. Geol. Landesanst. f. 1908, Bd. XXIX. 2. Über das fossile Vorkommen der Gattung *Dulichium* in Europa. Jahrb. d. K. Pr. Geol. Landesanst. f. 1909, Bd. XXX, T. I. 3. Die Beziehungen der nordwestdeutschen Moore zum nacheiszeitlichen Klima. Zeitschr. d. D. Geol. Ges., Bd. 62, Jahrg. 1910. 4. Die Flora der jungglazialen Ablagerungen Ostpreußens. Jahrb. d. K. Pr. Geol. Landesamt. f. 1910, Bd. XXXI, T. II. 5. Beiträge zur Kenntnis der diluvialen Flora (besonders Phanerogamen) Norddeutschlands. II. Lauenburg a. Elbe (Kuhgrund). Jahrb. d. K. Pr. Geol. Landesanst. f. 1911, Bd. XXXII, T. I. 6. Über altdiluviale Leineschotter bei Isernhagen und das altdiluviale Torflager bei Seelze in der Umgebung von Hannover. 11. Jahresber. d. Niedersächs. geol. Ver. zu Hannover, 1919. 7. Fossilführende Diluvialschichten bei Krölpa in Thüringen. Jahrb. d. Preuß. Geol. Landesamt. f. 1919, Bd. XL, T. I.

22. SUKATSCHEFF, W. Über das Vorkommen fossiler Glazialpflanzen am Ufer des Flusses Irtysh des Gouvernements Tobolsk in Sibirien. Bull. acad. impér. des scienc. St. Petersburg 1910 (russisch).
  23. VAHL, M. De kvartäre Stepper i Mellemeuropa. Geogr. Tidskr. V.—VI. H. Kopenhagen 1902.
  24. WEBER, C. A. (Vater). 1. Versuch eines Überblicks über die Vegetation der Diluvialzeit in den mittleren Regionen Europas. Ann. géol. et minéral. de la Russie. T. V., Liv. 6, Warschau 1902. 2. Die Geschichte der Pflanzenwelt des norddeutschen Tieflandes seit der Tertiärzeit. Résult. scient. du Congrès internat. de Botan., Wien 1905. 3. Aufbau und Vegetation der Moore Norddeutschlands. Englers Botan. Jahrb. Bd. XL, Heft 1, 1907. 4. Euryale europaea nov. sp. foss. Berichte d. D. Bot. Ges., Jahrg. 1907, Bd. XXV, Heft 3. 5. Die Mammuthflora von Borna. Abh. Nat. Ver. Bremen 23, 1914. 6. Die Pflanzenwelt des Rabutzer Beckentons und ihre Entwicklung unter Bezugnahme auf Klima und geologische Vorgänge. Bot. Jahrb. f. System. usw. Bd. 54, Heft 5, Beibl. Nr. 120, 1917.
  25. WEBER, H. A. (Sohn). Über spät- und postglaziale lakustrine und fluviatile Ablagerungen in der Wyhraniederung bei Lobstädt und Borna und die Chronologie der Postglazialzeit Mitteleuropas. Abh. Nat. Ver. Bremen 29, 1918.
  26. VON WETTSTEIN, R. Die fossile Flora der Höttinger Breccie. Denkschr. d. math. naturw. Klasse d. K. Akad. d. Wiss., Bd. LIX, Wien 1892.
  27. ZMUDA, A. Fossile Flora des Krakauer Diluviums. Bull. acad. de science de Cracovie. Classe d. scienc. math. et nat. Ser. B. Krakau 1914.
-

## Allgemeine Schlußbetrachtungen

### 1. Charakterisierung der einzelnen im Laufe der geologischen Perioden auftretenden Floren

Überblickt man die Reihenfolge des Auftretens der verschiedenen Pflanzengruppen, so findet man — in großen Zügen wenigstens —, daß die einzelnen Pflanzengruppen etwa in der Reihenfolge erscheinen, wie man sie nach dem botanischen Pflanzensystem erwarten würde. Bei der Unvollständigkeit der überlieferten Floren kann man nicht lückenlose Entwicklungsreihen erwarten; indes ist doch gerade in neuerer Zeit über verschiedene Pflanzengruppen ein neues Licht verbreitet worden, wonach diese bis zu gewissem Grade Eigenschaften von Gruppen kombiniert zeigen, die man nach der heutigen Flora als streng geschieden anzusehen gewohnt ist. Versuchen wir im folgenden zunächst in großen Zügen einen Überblick über die Reihenfolge der nacheinander im Laufe der geologischen Epochen erscheinenden Pflanzenformen zu gewinnen.

Die ältesten bekannten Pflanzen sind Algen. Wir hatten vorn bereits solche aus dem Kambrium und Silur kennen gelernt, letztere z. T. in ziemlich hochentwickelten Formen, wie die Dasycladaceen (*Coelosphaeridium*, *Cyclocrinus* u. a.). Es ist klar, daß diese Organismen nicht die ältesten Pflanzen darstellen können. Wir kennen im Kambrium bereits ein hochentwickeltes Tierleben, das doch letzten Endes in seinen Existenzbedingungen auf einer schon vorhandenen Pflanzenwelt aufgebaut gewesen sein muß; alles tierische Leben ist ja von der Existenz einer Pflanzenwelt direkt oder indirekt abhängig.

In neuerer Zeit hat man Algenleben nun sogar im Präkambrium angegeben<sup>1)</sup>. WALCOTT und mit ihm andere Amerikaner haben aus dem Präkambrium des nordamerikanischen Felsengebirges z. T. massenweise, direkt riffbildend vorkommende, zunächst etwas problematische Kalkknollen bekannt gemacht (Smiths. misc. Coll. 1914, 64, 2), die, äußerlich von verschiedenem Aussehen und von verschiedener innerer

---

<sup>1)</sup> Die wegen der Kriegsverhältnisse erst allmählich wieder einlaufende Literatur hat in dem Lehrbuch z. T. nicht mehr berücksichtigt werden können; wir wollen aber nichtsdestoweniger in diesem Schlußteil doch in gewisser Weise noch darauf Bezug nehmen.

Struktur, in der Tat schwerlich einfach mit dem Schlagwort „Problematica anorganischer Entstehung“ erledigt werden können. Sie wurden mit von lebenden Cyanophyceen u. a. niederen Algen gebildeten Kalkknollen verglichen, und man hat bei mikroskopischer Betrachtung in Dünnschliffen noch algenfadenähnliche Strukturen darin gefunden. Sie sind z. T. von rundlicher, z. T. von röhriker und fächerartiger Gestalt, einige mit konzentrischen Lagen im Innern. WALCOTT bringt sie mit Kalkalgen in Verbindung, von denen selbst wie auch in rezenten Kalkknollen dieser Art allerdings nur noch ausnahmsweise Spuren zu erwarten sind. Man wird noch weitere Untersuchungen in dieser Richtung zu erwarten haben, die vielleicht noch näheres Licht in diese also anscheinend älteste bekannte Kalkalgenflora bringen werden.

Eine andere Frage, die auch in Deutschland im letzten Jahrzehnt wiederholter Diskussion unterworfen worden ist, bildet die Frage der Entstehung der Oolithe, jener kleinen, runden, meist aus Kalk bestehenden Körperchen, die im Mikroskop deutlich konzentrische und außerdem oft radialstrahlige Struktur erkennen lassen und die in den verschiedensten Formationen seit dem Kambrium bekannt sind. Während sich u. a. KALKOWSKY (Zeitschr. D. Geol. Ges. 60, 1908, S. 122) wenigstens für die Rogensteinoolithe des Buntsandsteins für organische Herkunft ausgesprochen hat und auch ROTHPLETZ letzteren Standpunkt vertritt, stehen andere Forscher auf dem Boden einer rein anorganischen, auf chemisch-physikalische Prozesse zurückzuführenden Entstehung. KALKOWSKY bringt das Rogensteinoolithproblem auch mit dem der etwas problematischen Stromatolithe des Rogensteins in Verbindung, die eine gewisse Ähnlichkeit mit manchen der WALCOTTschen präkambrischen Kalkalgen haben. WALTHER und seine Schule (s. WALTHER, Allgem. Paläont. I, S. 173; FREYBERG, Natw. Wochenschr. 1920, Nr. 11) halten sie dagegen für anorganische Gebilde. Es kann hier nicht näher auf die große Literatur über den Gegenstand eingegangen werden; es sei jedoch noch betont, daß aus einem zentralen Einschluß eines Oolithen nicht auf die Natur des eigentlichen ihn umgebenden Ooliths geschlossen werden darf. Solche Zentralkörper sind von sehr verschiedener Natur beobachtet, teils organischer teils anorganischer Natur. Für den Paläobotaniker würde die Frage dann im Sinne der Algennatur entschieden sein, wenn Strukturen in dem Oolith nachgewiesen werden, die nicht anders als pflanzlicher Natur gedeutet werden können. Ein solcher unausweichlicher Nachweis ist aber als unerbracht anzusehen, und daher muß man vom botanischen Standpunkt, wenn man die pflanzliche Natur dieser Körper nicht ganz ablehnen will, die Frage als noch schwebend ansehen. Man wird sich auch vor Verallgemeinerungen bei etwaigen Beobachtungen hüten müssen. WIELAND (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1914, S. 248 ff.) spricht sich für die anorganische Entstehung der

Kieseloolithe aus; leider habe ich aus der Schrift den Standpunkt des Autors in der Oolithfrage im allgemeinen nicht entnehmen können.

Wenden wir uns noch einmal zu den vorbesprochenen präkambrischen Kalkalgen von WALCOTT zurück. Es muß jedenfalls gesagt werden, daß die von WALCOTT beschriebenen Kalkgebilde schwerlich als bloße anorganisch entstandene Bildungen aufgefaßt werden können. Wenn es nach dem Urteil der Zoologen keine Korallen oder Schwämme gewesen sein können, bleibt zunächst pflanzliche Entstehung vornehmlich in Betracht zu ziehen, mögen auch äußerlich diese uralten Organismenreste von den bekannten Kalkalgenformen stark abweichen.

Es ist eine betäubende, aber leicht verständliche Tatsache, daß die meisten Algen als hinfällige, zarte, mikroskopisch kleine Gebilde zu einer fossilen Erhaltung ungeeignet sind; wir kennen daher fast nur von solchen fossile Überreste, die Hartkörper, meist Kalkniederschläge, erzeugten. Wir dürfen daher, wenn wir von den Verwandten der keine Hartkörper abscheidenden Algen fast keine Reste überliefert haben, nicht schließen, daß sie nicht vorhanden gewesen seien. Gerade die einfachsten Algen, die wir heute kennen, die Flagellaten, bei denen Pflanzen- und Tierreich zusammenstoßen, sind die zartesten. Wir können annehmen, daß ähnliche tiefstehende Formen die ältesten Pflanzen waren, die auf der Erde aufgetreten sind; diejenigen, von denen wirkliche Kunde hinterlassen worden ist, stehen schon bedeutend höher im System. Stammen die obengenannten präkambrisch-kambrischen Kalkgebilde wirklich z. T. von Cyanophyceen (Schizophyceen) her, so würde, da die im Silur sich zeigenden Siphoneen (Dasycladaceen) bedeutend höher organisiert sind, hier bereits eine Aufeinanderfolge im Sinne des botanischen Systems zu konstatieren sein. —

Aus den ältesten Perioden bis zum Silur einschließlich kennen wir also Pflanzenreste nur in Form von Algen. Ob — was für das Silur wohl angenommen werden kann — bereits eine primitive Landflora höherer Gewächse existiert hat, läßt sich nicht sagen. Wenn wir uns auf die eben berührte Tatsache stützen, so können wir diesen ältesten Zeitraum paläobotanisch als die Algenzeit charakterisieren<sup>1)</sup>. Hinzugefügt sei hier noch, daß ganz vor kurzem ZALESSKY (Zentralbl. Min. usw. 1920) aus dem Kuckersit, einem brennbaren Gestein aus dem esthländischen Silur, Körper bekannt gemacht hat, die er mit ehemals gallertigen Algen und zwar ebenfalls Cyanophyceen (*Gloeocapsa*) vergleicht und als *Gloeocapsomorpha* bezeichnet hat. Man wird diese Ergebnisse des Autors noch nachprüfen müssen, bevor man ihnen allgemeinere Anerkennung zuteil werden läßt; seine Deutung der Körperchen hat aber viel Wahrscheinliches für sich. —

<sup>1)</sup> Die angeblich silurischen Cyclostigmen, Pteridophyten und ev. Pteridospermen lassen wir hier nach den früheren Mitteilungen aus dem Spiel; sie sind sicher viel jünger.

Die ersten sicheren Landpflanzen treten erst im (Unter-)Devon auf: es sind in erster Linie die Psilophyten, oder die *Psilophytales*, wie KIDSTON und LANG die Gruppe nennen, der sie mit Recht einen selbständigeren Rang im Pflanzenreich eingeräumt haben. Die vorn S. 189 darüber gemachten Mitteilungen müssen hier noch ergänzt werden, da die genannten Forscher das Glück gehabt haben, von dieser Pflanzengruppe strukturbietendes Material im Unter-Devon (Old-red) Schottlands zu finden, über das sie (Trans. Roy. Soc. Edinb. 51, 1917; 52, 1920) wichtige Mitteilungen während des Krieges und nachher veröffentlicht haben. Die betr. Pflanzen, von ihnen *Rhynia* und *Hornea* genannt, wurden in autochthonen Vorkommen beobachtet, und mit ihnen zusammen auch Sporangien, die, nicht an Blattorgane geknüpft wie bei den Farnen, Lycopodialen usw., an besonderen Sprößchen terminal ansaßen und offenbar den bisher auch zu *Psilophyton* gerechneten Sporangien (*Dawsonites* HALLE, S. 190) entsprechen. Man braucht wohl jetzt an deren Zugehörigkeit zu *Psilophyton* nicht mehr zu zweifeln. Während sonst die Psilophyten mit kleinen spitzlichen Blättern — anscheinend ohne Mittelader — besetzt waren, sind *Rhynia* und *Hornea* blattlos gewesen. Es waren krautige, kleinere, mehrfach verzweigte Stämmchen mit „Rhizoiden“ an den Rhizomen; im Zentrum der Achsen lassen sie ein einfaches Leitbündel erkennen, das von einem parenchymatischen Grundgewebe umgeben ist; außen findet sich dann eine Art Hautgewebe. Die beiden Gattungen unterscheiden sich besonders durch den Bau der Sporangien, die bei *Hornea* „moosartig“ gebaut sind, mit einer Art Säulchen (Columella) in der Kapsel, in deren oberem Teil die kleinen zahlreichen Sporen saßen. Hier sei gleich bemerkt, daß HALLE aus dem Unterdevon von Rörägen (Norwegen) schon vorher (Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 57, 1, 1916) unter dem Namen: *Sporogonites exuberans* eine ähnlich gebaute moosartige Kapsel bekannt gemacht hatte, die an einem Stiel sitzt, also sich wie eine allerdings sehr große Mooskapsel mit Seta ausnimmt, bei der man stark versucht war, an das Auftreten von den Bryophyten nahestehenden Pflanzen im Devon zu denken; indes gewinnt dieser Fund im Hinblick auf *Hornea* ein anderes Gesicht, indem diese zeigt, daß bei ganz anderen Pflanzen früher derartige Sporangien auftraten. An sich wäre ja — phylogenetisch — das so frühe Auftreten von moosartigen Pflanzen durchaus nicht wunderbar, für die Botaniker, die die Farne von den Moosen ableiten, sogar zu fordern, indes ist im wesentlichen auch jetzt noch die Sachlage so, wie sie S. 34 (schon 1915 gedruckt) dargestellt wurde. Die Laubmoose sind nach wie vor känozoische Gewächse.

Kehren wir zu den Psilophyten der devonischen Flora zurück, so sind es offenbar sehr primitive Gewächse in mehrfacher Beziehung. Die bei manchen fehlenden (*Rhynia* und *Hornea*), bei manchen vorhandenen



einfachen, kleinen, spitzlichen Blätter, die vielleicht ohne Leitbündel waren, das Fehlen von Sporophyllen, die bei allen Pteridophyten auftreten, indem die Sporangien am Gipfel von Achsen ansaßen, verstehen sich in diesem Sinne. Jedoch besitzen sie bereits im Stämmchen eine einfache Stele, ein Leitbündel, das die Achsen höher organisiert erscheinen läßt als bei den Moosen. Man kann die Psilophyten als die herrschenden, jedenfalls kennzeichnenden Landgewächse des unteren und mittleren Devons bezeichnen und diese Periode als Psilophytenperiode hervorheben.

Diese Gewächse sind jedoch keineswegs die einzigen aus diesen Perioden bekannten. Daneben treten noch eine Anzahl in ihrer Stellung mehr oder weniger unklarer Formen wie *Arthrostigma* (s. HALLE a. a. O.), „*Aphylopteris*“<sup>1)</sup>, im Mitteldevon *Barrandeina* STUR, *Protolepidodendron*, *Pseudosporochnus*<sup>2)</sup> u. a. auf, von denen z. T. vorne die Rede gewesen ist (S. 225). In der mitteldevonischen Flora stellen sich bereits eine Anzahl Gewächse ein, die relativ vollspreitige Blätter mit mehreren gleichartigen Adern erkennen lassen, wie *Barrandeina* und (selten) kleine *Psymphyllum*-Formen, letztere besonders deutlich gegen Ende des Mitteldevon in *Ps. Kolderupi* NATH. aus dem Norwegischen (S. 306). Wir haben hier einen entschiedenen Fortschritt gegen die unterdevonischen Pflanzen, bei denen bei der dürftigen Beblätterung offenbar noch der Stengel mit assimilatorisch tätig war, während sich hier eine fortschreitende Arbeitsteilung bemerkbar macht durch die Ausbildung der heutigen assimilierenden Organe der Pflanze: größerer Blätter.

Bemerkenswert ist auch das mittlere Devon, weil hier zuerst größere baumförmige Typen sich ausgebildet zu haben scheinen: „*Archaeosigillaria primaeva* WHITE (S. 224).

LIGNIER hat die Pflanzen mit kleinen, einfachen, aderlosen oder einadrigen Blättern als Mikrophyllineen bezeichnet, wozu also unsere Psilophyten, ferner alle *Lycopodiales* (auch *Lepidodendron*, *Sigillaria*) gehören, im Gegensatz zu den Pflanzen mit größeren, vollspreitigen, mit differenzierter Aderung versehenen Blättern, den Makrophyllineen, wozu also z. B. Farne, Dikotyle, Monokotyle, Ginkgoaceen usw. gehören. Wir können mit diesen Namen die unter- und mitteldevonische Flora also auch als Mikrophyllineenflora bezeichnen.

In scharfem Gegensatz dazu steht die oberdevonische Flora: sie ist bereits eine ausgesprochene Makrophyllineenflora und hat damit

<sup>1)</sup> Dies sind nur blattlos bekannte, farnstengelartige Formen mit z. T. charakteristischer Verzweigung, die merkwürdigerweise, so häufig man sie gefunden hat, noch niemals Beblätterung haben erkennen lassen. Vielleicht waren sie blattlos.

<sup>2)</sup> Dies war ein bis über ein Meter hohes Gewächs, das eine Art Krone trug, deren Gipfel in feingegliederte Sprößchen oder Ästchen endigte, die terminal kleine Sporangien trugen, ebenfalls sonst blattlos, soviel bekannt.

eigentlich mehr karbonischen als devonischen Charakter im Sinne der vorbesprochenen Floren. Obwohl sie auch von der karbonischen gut geschieden ist durch das Auftreten einer Anzahl ihr eigentümlicher Formen, das Fehlen von Verwandten vieler karbonischer Gruppen, schließt sie sich doch mehr an diese als an die vorigen an. Einmal ist bemerkenswert das zahlreiche Auftreten von Pflanzen mit großer und differenzierter Spreite von Farnhabitus<sup>1)</sup> wie *Archaeopteris*, die echt oberdevonisch ist, ferner einiger sphenopteridischer Formen, dann der großen Psymphyllen von fast ginkgoartigem Habitus; dazu kommt nun das Auftreten der ersten Articulaten (Gliederpflanzen), die durch die rein oberdevonische *Pseudobornia* und die ersten Sphenophyllen sich zeigen; im Karbon sind ja die Articulaten dann besonders reich entwickelt. Zwar erscheinen diese ebensowenig wie die Makrophyllineen unvorbereitet, indem Andeutungen davon schon im Mitteldevon bemerkbar sind, wie wir oben hervorhoben; für die Articulaten ist von großem Interesse das Auftreten einer im Habitus an ein *Sphenophyllum* erinnernden Pflanze (im oberen Mitteldevon etwa), *Hyenia sphenophylloides* NATH. (Bergens Mus. Aarb. 1914/15, Nr. 9), bei der zwar die Stellung der Blätter in Quirlen recht deutlich erscheint, indes eigentliche, scharf begrenzte Internodien an den Stengeln noch nicht nachweisbar sind, die ja sonst bei Sphenophyllen, Equisetalen so scharf wie möglich gegeneinander abgesetzt sind.

Sehr zahlreich, wenigstens an Individuen, sind bereits in der oberdevonischen Flora die Vorläufer der Lepidophyten nachgewiesen: die Cyclostigmen, die in der oberdevonischen Flora z. B. der Bäreninsel, Irlands, des Harzes u. a. — hier irrtümlich für silurisch gehalten! — überall eine große Rolle spielen. Ob sie bereits als echte, ligulate Lepidophyten anzusehen sind, darf aus den vorn S. 188 angegebenen Gründen bezweifelt werden. Sie scheinen auch mehr oder minder klein baumförmig gewesen zu sein.

Eindeutig, obwohl in ihrer Art gut gesondert, tritt uns bereits im Unterkarbon oder Kulm dann eine echte Karbonflora entgegen. Die oberdevonischen Formen sind verschwunden oder höchstens in Andeutungen noch wahrnehmbar; dagegen treten eine ganze Reihe von neuen Formen auf, deren Anschlüsse in der eigentlichen Karbonflora, der des Oberkarbons oder Produktiven Karbons liegen, ja deren Arten z. T. noch in die untere Stufe des Oberkarbons, wie in die Waldenburger Schichten z. B., hinaufreichen. Zahlreich sind hier bereits Lepidophyten vorhanden, von denen allerdings nur die Lepidodendren und

<sup>1)</sup> NATHORST hat für fossile Laubreste von Farnhabitus den Namen Pteridophyllen recht glücklich vorgeschlagen, der namentlich anwendbar ist, wenn man nicht weiß, ob es sich um Farne, Pteridospermen, Cycadophyten usw. handelt, bei denen allen ja oft farnhafte Beblätterung auftritt.

Stigmarien eine größere Rolle spielen, während Sigillarien noch fehlen (*L. Veltheimi*, *Volkmannianum* u. a.). Dazu treten echt karbonische Artikulaten aus der Calamitengruppe: *Asterocalamites* und echte Calamariaceen. In viel größerem Maßstabe sind im Kulm Gewächse mit Pteridophyllenbeblätterung namentlich aus der Gruppe der „Archaeopteriden“ entwickelt. Zum großen Teil scheinen diese der Pteridospermenfamilie angehört zu haben wie *Sphenopteridium*, *Adiantites*, *Cardiopteris*; Farne waren ebenfalls vorhanden, treten aber eigentlich weniger hervor. Wir haben mit diesen Pteridospermen im Kulm erstmalig das Auftreten größerer Mengen von Gymnospermen aus einer Gruppe, die ja im späteren Karbon eine noch wichtigere Rolle spielt. Zahlreiche Samenfunde im Kulm bestätigen diese Ansicht<sup>1)</sup>. Auch die anderen Gymnospermen des Karbons, die Cordaitenbäume, sind im Kulm wohlbekannt, „kordaitoide“ Hölzer sind sogar schon im Oberdevon gefunden (Deutschland und N.-Amerika), allerdings ohne Artisia-Mark. Unter den Farnen sind außer einigen *Sphenopteris*-, seltenen *Pecopteris*- und *Neuropteris*-Funden vor allem auch strukturzeigende Stücke zu nennen, unter denen bereits zahlreiche Angehörige der Botryopterideen und Zygopterideen auffallen. Sphenophyllen fehlen ebenfalls nicht, sind aber wegen ihrer zarten Beschaffenheit nicht oft zu finden (meist ähnlich Fig. 132b). Wir haben also kurz und gut im Kulm bereits einen großen Teil der oberkarbonischen Formen selbst oder nahe verwandte Formen vertreten.

Die Menge und Mannigfaltigkeit der eigentlichen Steinkohlenflora ist natürlich schon durch die günstigeren Erhaltungsbedingungen viel größer. Neue Formen, zahlreiche Arten treten auf und entwickeln sich zu ungeahnter Formen- und Individuenfülle. Die Lepidophyten liefern neue *Lepidodendron*- und *Lepidophloios*-Arten; in einer höheren Stufe des Oberkarbon erscheinen in Fülle die Sigillarien (vgl. zu all diesen Angaben die Tabelle S. 430), zuerst vornehmlich Favularien; erst im eigentlichen mittleren Prod. Karbon erreichen sie ihre größte Entwicklung, wo die Rhytidolepen mit zahlreichen Arten dazutreten; im Permo-karbon erlöschen sie mit der Gruppe der Subsigillarien. Daneben sind die Bothrodendren, Ulodendren und einige seltenen Formen zu erwähnen. Krautige *Lycopodiales* fehlten ebenfalls nicht; wenigstens z. T. haben sie den heterosporen Sellaginellaceen angehört (*Selaginellites*).

Die Calamiten stellen eine Anzahl von charakteristischen, wie die Verzweigungsweise lehrt, äußerlich sicher recht verschiedenen, z. T.

<sup>1)</sup> Ob im Oberdevon schon zahlreichere Pteridospermen anzunehmen sind, ist fraglich. Sie werden wohl dort nicht ganz gefehlt haben, man darf aber nicht *Archaeopteris* dafür in Anspruch nehmen, die entgegen der Ansicht von JOHNSON als Farn aufzufassen ist. Dagegen mag in *Sphenopteridium Keilhawi* NATH. wohl eine Pteridosperme des Oberdevon vorliegen.

baumartigen Formen; einige wohl fast unverzweigte Stangen darstellend, andere nach regelmäßigen Gesetzen verzweigt, die uns wie bei der Gruppe des *Calamites ramosus*, *C. Goeperti*, *C. cruciatus* fast sklavisch vorkommen und z. T. wenig an die quirlige Differenzierung unserer

		Lycopodiales				Equiset.		Gymnospermae							
		Lycopod.	Seagieck	Lepidod.	Sigillar.	Sphenoph.	Calamar.	Equiset.	Peridosp.	Cordait.	Ginkgoph.	Cycadoph.	Bennett.	Conifer.	Angiosp.
Quartär															
Tertiär															
Kreide	Oberkreide														
	Unterkreide														
Jura															
Trias															
Perm	Zechstein														
	Rotliegendes														
Karbon															
Devon															
Sandpflanzen unbekannt	Silur														
	Kambrium														
	Prækambrium														

Fig. 325. Tabelle zur Veranschaulichung des Auftretens der wichtigsten größeren Pflanzengruppen im Lauf der geologischen Epochen. Gleichzeitig ist die (verschiedene) Abgrenzung der großen Entwicklungsperioden nach dem gewöhnlichen Gebrauch (auf Grund der Tierwelt) zur Darstellung gebracht. Die gebrochenen wagerechten Linien trennen Käno-, Meso- und Paläozoikum, die Einrahmungen mit ungebrochenen Linien umfassen Käno-, Meso- und Paläophytikum. Näheres im Text. Das Paläophytikum ist wahrscheinlich noch einmal unterteilbar.

kleinen Equiseten erinnern. Letztere scheinen damals auch schon, wenn auch in etwas abweichenden Formen, vorhanden gewesen zu sein (*Equ. Hemingwayi*); auch die *Asterocalamitenblüte* im Kulm ist ja mehr equisetoid als calamitoid.

Die Sphenophyllen erreichen einen ziemlichen Formenreichtum; vollspreitige Formen sind im mittleren Oberkarbon und im Permokarbon herrschend, die größte Art im Rotliegenden; wie so häufig, gehören die größten Formen zu den letzten. In den Blütenverhältnissen herrscht bei den sonst so homogenen Sphenophyllen eine beträchtliche Verschiedenheit.

Das Auftreten zahlreicher Gymnospermen hatten wir eben schon bei der Kulmflora berührt. Die Pteridospermen (*Cycadofilices*) entwickeln sich zu ungeahnter Formenfülle; Neuropteriden, Alethopteriden und Lonchopteriden, ein Teil der *Sphenopteris*-Formen, später die Odontopteriden, im Perm die Callipteriden u. a. gehören dahin<sup>1)</sup>. Außer diesen Pteridophyllen, die ja früher ebenfalls für Farne galten, spielen echte Farne verschiedener Familienangehörigkeit eine große Rolle. Bei einem Teil davon findet man schon Verwandtschaftsbeziehungen zu lebenden Familien, wie den Schizaeaceen (*Senftenbergia*), den Marattiaceen (zahlreiche *Pecopteris*-Arten), vielleicht auch den Hymenophyllaceen, Gleicheniaceen und Osmundaceen; für letztere sind namentlich permische Formen wichtig. Kohlig erhaltene Reste und zahlreiche strukturbietende Stücke haben zur Gewinnung eines richtigen Bildes der Karbonflora in gleicher Weise beigetragen. Dies gilt insbesondere auch von den ausschließlich karbonischen Zygoterideen und Botryopterideen.

Interessant ist für die Frage der Blattdifferenzierung vom einfachen zum komplizierteren noch die Reihenfolge, in der die verschiedenen Aderungsformen der Blätter auftreten. Während im Mittel- und Oberdevon alle „makrophyllen“ Pflanzen die Fächeraderung und die Ausbildung lauter gleichwertiger Adern ohne Mittelader zeigen und dieses Verhältnis im Kulm noch vorherrscht, treten im Kulm anscheinend erstmalig fiederig geaderte Blattformen (mit Mittelader) und erst viel später, im mittleren Teil des Mittleren Produktiven maschig (netzig) geaderte Blätter auf (*Linopteris*, *Lonchopteris*); erst viel später folgt dann die an die Dikotylenblätter erinnernde zusammengesetzte Maschenaderung im Keuper (*Clathropteris*, *Dictyophyllum* u. ähnl.).

Außer den Pteridospermen spielt im Karbon, schon im Kulm, besonders aber in den späteren Perioden des Oberkarbons, eine neue Gruppe von Gymnospermen eine Rolle, die Cordaiten, deren Blätter zu den häufigsten Fossilien der Steinkohlenflora gehören; es sind aber auch Blüten, Stämme usw. zur Genüge bekannt. Es ist weniger die Arten-, als die Individuenzahl, durch die diese wesentlich karbonische Gruppe hervortritt. Mit ihren langen, bandförmigen, längsadrigen Blättern

<sup>1)</sup> Eine Parallelentwicklung zu den farnartigen Gymnospermen, den Pteridospermen, läßt sich auch bei den *Lycopodiales* beobachten, wo in dem ganz *Lepidodendron*- (*Lepidostrobus*-)artigen *Lepidocarpon* und in der selaginellenhaften *Miadesmia* Samengewächse aus dieser Entwicklungsreihe auftreten (*Lepidospermae*).

macht sie zunächst einen für Gymnospermen recht fremdartigen Eindruck; eine Anzahl von Fossilien, die mehr der inneren Struktur nach bekannt sind, schließt sich ihr an und vermittelt ihren Anschluß an andere Gymnospermenformen, deren nähere Stellung noch wenig bekannt ist, die aber wenigstens in der Stammstruktur Hinneigung zu der der Pteridospermen zeigen (*Poroxylon*, *Pitya* u. a.).

Der Anschluß an die auf die Steinkohlenperiode folgende Rotliegendperiode vollzieht sich floristisch lückenlos. Eine ganze Reihe von Arten, die noch in den obersten Schichten des Produktiven Karbon z. B. in den Ottweiler Schichten des Saarbrücker Reviers, ja z. T. noch tiefer vorkommen, gehen unverändert in das Rotliegende hinauf, wie z. B. *Pecopteris feminaeformis*, *P. Pluckenetii*, *Pecopteris arborescens*, *Sphenophyllum oblongifolium*, *Annularia stellata* u. a., auch Calamiten und Cordaiten-Arten. Man kann also die Rotliegendflora noch als eine Karbonflora bezeichnen. Gleichzeitig zeigt sie aber durch das Neuauftreten gewisser Gattungen und Arten und durch das Erlöschen oder bereits Fehlen vieler echt karbonischer Formen einen eigenen Charakter; sie ist darnach, kurz gesagt, eine auf den Aussterbeetat gesetzte Karbonflora. Die wichtigsten neuen Formen sind die zu den Pteridospermen gehörigen *Callipteris*-Arten (am bekanntesten *C. conferta*) und die ersten typischen Koniferen, die Walchien, nach allem, was man weiß, am ehesten mit den Araucarien in Verbindung zu bringen; auch den mächtigen *Calamites gigas* u. a. kann man noch nennen. Von den Lepidophyten spielen nur noch Sigillarien aus der Gruppe der Subsigillarien eine Rolle (*S. Brardi*), während *Rhytidolepe* schon so gut wie fehlen; das gleiche gilt von den Lepidodendren und *Bothrodendren*. Die *Sphenophyten* stellen mit *Sphenoph. Thoni* die größte bekannte Art, daneben noch einige andere, finden aber ebenfalls wie auch die Calamiten, Cordaiten, Pteridospermen damit ihr Ende. Die Cordaiten werden zwar noch (S. 256) aus jüngeren Formationen angegeben, doch sind diese Funde noch nicht überzeugend; die Pteridospermen sind noch mit zahlreichen Formen vertreten (*Neuropteris*, *Alethopteris*, *Linopteris*, *Odontopteris*), gehen aber — soweit bisher bekannt — nur noch mit sehr dürftigen Resten noch in die Zechsteinflora hinauf. Interessant ist weiter, daß von späteren z. T. echt mesozoischen Formen sich in der Rotliegendflora — z. T. sogar etwas früher — Vorläufer finden; dies gilt für *Baiera digitata* u. Verw., einige Pterophyten und auch für die Ullmannien des Kupferschiefers. Es ist dies ja eine Erscheinung, die man in analoger Weise in früheren und späteren Perioden auch findet und die durchaus im Sinne der allmählichen Entwicklung der Pflanzenwelt sich versteht.

Ein bedeutendes Kontingent stellen in der Rotliegendflora die eigentlichen *Pecopteris*-Arten, deren Fruktifikation sie in die Verwandt-

schaft der Marattiaceen verweist; im Einklang hiermit stehen die zahlreichen Funde an strukturzeigenden Farnstämmen, den Psaronieen, die größtenteils auf sie bezogen werden und in deren Leitbündelverlauf RUDOLPH (Denkschr. Wien, Ak. 78, 1905) ebenfalls Beziehungen zur Marattiaceenfamilie nachgewiesen hat. Daneben sind noch die schönen Osmundaceenstämme zu erwähnen, über die die neueren Untersuchungen von KIDSTON und GWYNNE-VAUGHAN Licht verbreitet haben.

Will man die karbonische und rotliegende Flora kurz charakterisieren, so kann man sie als den Höhepunkt der Entwicklung der Pteridophytengruppen bezeichnen. In neuerer Zeit besteht zwar namentlich von englischer Seite die Neigung, wegen der Aufdeckung der Gymnospermennatur der Pteridospermen das Überwiegen der Pteridophyten abzuleugnen, indes zu Unrecht. Die Calamiten, Lepidophyten, Sphenophyllen und Farne haben weitaus das Übergewicht, insbesondere was die Individuenanzahl anlangt. Da bis auf einige Vorläufer im Oberdevon und einige Nachzügler im Zechstein in anderen Formationen noch keine Pteridospermen klar nachgewiesen sind, kann man die permokarbonische Periode auch als Pteridospermenperiode bezeichnen; wenn man sie nach den überwiegend vertretenen Gruppen benennen will, so muß sie aber als Pteridophytenflora bezeichnet werden.

Im Zechstein, dessen Flora wir uns nunmehr zuwenden, sind uns Pflanzenreste nur auf sekundärer Lagerstätte bekannt, und fast ausschließlich ist es hier der Kupferschiefer des unteren Zechsteins, der uns Kunde von der Pflanzenwelt dieser Zeiten hinterlassen hat. Die Flora trägt hier einen ganz anderen Charakter als die rotliegend-karbonische. Von den eigentlich karbonischen und permokarbonischen Formen ist fast nichts mehr wahrzunehmen. Eine dürftige *Callipteris* und einige *Sphenopteris*-Stücke, offenbar auch Pteridospermen, erinnern noch bis zu gewissem Grade an die frühere Flora; es mögen auch noch einige weitere permokarbonische Formen Residuen hinterlassen haben, indes sind die zahllosen sonstigen Pteridospermen des Karbons, die Lepidophyten, die Sphenophyllen, fast ganz die Calamiten, die Farnformen des Karbons, die Cordaiten verschwunden. Dagegen geben die zahlreichen Individuen der Koniferengattung *Ullmannia*, die häufigere *Baiera digitata* aus der Ginkgophytengruppe, die ersten Voltzien der Flora ein eindeutig mesozoisches Gesicht. Denn die Vorherrschaft der Koniferen in dieser Flora, neben Ginkgophyten u. a., spricht so deutlich in diesem Sinne wie nur möglich. So ergibt sich zugleich, daß der Hauptschnitt in der jüngeren paläozoischen Flora zwischen Rotliegendem und Zechstein zu setzen ist; eine neue große Entwicklungsperiode der Pflanzenwelt ist mitten in der permischen Formation angebrochen, durch die Vorherrschaft der Gymnospermen charakterisiert.

Im Buntsandstein sind uns verhältnismäßig geringe Mengen von Pflanzenresten erhalten geblieben. Sie beschränken sich meistens auf gewisse Fundpunkte oder Gegenden, so daß die Funde bis zu gewissem Grade, wenn man die WALTHERSche Anschauung des Buntsandsteins als Wüstenbildung anerkennt, den Eindruck von Oasengebieten machen. Dies gilt insbesondere von den Gebieten, in denen sich auch Farne, Equisetiten und Koniferen vorfinden. FRENTZEN (Mitt. Großh. Bad. Geol. Landesanst. VIII, 1, 1915, S. 125ff.) hat darauf hingewiesen, daß fast sämtliche Buntsandsteinpflanzen nach dem, was man von ihnen kennt, sich mit einem ariden Klima vertragen. Er spricht sich dahin aus, daß die Buntsandsteinflora „entweder die Vegetation verfestigter Dünen oder der Oasen eines Wüstengebietes“ gewesen sein kann. Die meisten Pflanzen sind aus dem oberen Buntsandstein bekannt, die Pleuromeien dagegen im mittleren. Letztere machen jedenfalls besonders einen wüstenpflanzenähnlichen, fast kakteenhaften Eindruck; die unverzweigte, starre Gestalt der dicken Stämme legt diesen Vergleich nahe, deren Blätter man gar nicht kennt, obwohl autochthone Exemplare genügend bekannt sind. Die Blätter müssen mindestens sehr abfällig gewesen sein, wenn überhaupt welche vorhanden waren. Das Auftreten „antiker Formen“ (FRENTZEN a. a. O. S. 127) kann dagegen nicht akzeptiert werden, denn bis auf den sehr *Psaronius*-artigen Rest (*Ps. triassicus* FRENTZ.) ist die Natur der vom Autor als *Sigillaria*, *Knorria* und *Lepidostrobis* bezeichneten Formen nicht beweisend, und über den Verwandtschaftsgrad von *Pleuromeia* mit den *Lepidophyten* haben wir schon S. 235 das Nötige gesagt.

Über die Flora des Muschelkalks ist sehr wenig zu sagen, da fast gar keine Landpflanzen daraus bekannt sind; einige verschwemmte fremdartige Farnstämmchen (*Knorripteris*), einige Koniferenzweige von *Pagiophyllum*-Charakter und einiges andere sind alles, was sich erhalten hat.

Dagegen sind wir über die Flora des Keupers wieder recht gut unterrichtet. Die Flora der Lettenkohle und des Schilfsandsteins unterscheidet sich von der gewisser anderer Punkte nicht unerheblich. Es sind eine Anzahl Farne, Equisetiten, Koniferen und Cycadophyten erhalten (*Equisetites arenaceus*, *Voltzia coburgensis*, *Cladophlebis remota*, *Pterophyllum Jaegeri*, *Danaeopsis marantacea* u. a.), die sich mehr oder weniger ähnlich an vielen Punkten vorfinden. Die bedeutend reichere Flora der Schichten von Lunz, Neuwelt bei Basel und die der entsprechenden Schichten von Virginien in Nordamerika zeigt gegenüber den genannten aber eine Reihe von Besonderheiten, indem in ihnen die ersten typischen Vertreter jurassischer Pflanzenformen auftreten, die im allgemeinen erst in der obersten Stufe des Keupers, dem Rhät, allgemeine Verbreitung erkennen lassen. Es sind dies die



ersten Dipteridinen-Farne (*Clathropteris*, *Camptopteris*), der Matoniaceen-Gruppe (*Laccopteris*), die ersten Nilssonien und Bennettiteen (*Williamsonia Wellsteini* u. a.). Infolge dieses rhätisch-jurassischen Einschlags war auch die virginische Flora von FONTAINE (Monogr. U. St. Geol. Surv. VI, 1883) als rhätisch angesehen worden, ein Irrtum, den ZEILLER berichtigt hat. Worauf dieses verschiedene Verhalten der beiden genannten gleichaltrigen Keuperfloren selbst in so naheliegenden Gebieten beruht, ist schwer zu sagen. Doch kann man daran denken, daß die wohl in ariderem Klima erwachsene Lettenkohlen- und Schilfsandsteinflora vielleicht den anderen genannten Pflanzentypen, die in kohlenführenden, offenbar unter humiderem Klima stehenden Gegenden wuchsen, nicht die geeigneten Bedingungen bot. Letzten Endes käme die Differenz so auf einen faziellen Unterschied hinaus, nicht etwa auf eine zufällige Unvollständigkeit der erhaltenen Flora. Trotz der rhätisch-jurassischen Einschläge oder Vorläufer sind die Lunzer, Baseler und virginische Flora aber als echte Keuperfloren nicht zu verkennen, da die Heranziehung der übrigen Florenelemente für die Altersbestimmung den richtigen Weg weist.

Die rhätische Flora, diejenige also der höchsten Stufe des Keupers, läßt sich, wenn man ein Gesamtbild von ihr entwerfen will, kaum von der älteren jurassischen trennen. Dies kommt schon in der häufig gebrauchten Bezeichnung „Rhät-Lias-Flora“ zum Ausdruck. Indes ist dies keineswegs so aufzufassen, als ob nun die rhätische und liassische Flora in allem identisch wäre, ein Eindruck, den man z. B. leicht beim Durchgehen der SCHENKschen Bearbeitung der fränkischen „Rhät-Lias-Flora“ haben muß. Wie die Schweden (NATHORST) im Rhät-Lias von Schonen eine Anzahl Formen haben, die bisher nur aus echt rhätischen, präliassischen Schichten bekannt sind, so ist es auch in Deutschland (GOTHAN, Abh. Nürnberg. Nat. Ges. XIX, 1914, S. 74). Echt rhätische häufigere Formen, die auch bei uns nur im Rhät vorkommen, sind *Lepidopteris Ottonis* und *Dictyophyllum exile*; die rhätischen Ptilophyllen u. a. Formen des schwedischen Rhät sind bei uns bisher zu selten gefunden; insbesondere *Lepidopteris Ottonis* ist ein vorzügliches Leitfossil für Rhät sowohl für Schweden als Mitteldeutschland.

Im übrigen ist der Charakter der rhätischen Flora jurassisch, so daß man, wenn man einen Schnitt in der mesozoischen Flora machen will, unterhalb des Rhät diesen ziehen wird<sup>1)</sup>. Auch hier fällt jedenfalls, besonders wenn man die Fußnote berücksichtigt, ein größerer Schnitt mitten in eine geologische Formation hinein.

Fragen wir uns nun, wie wir die Flora des jurassischen Typus charakterisieren sollen, so müssen wir da mehrere Merkmale namhaft

<sup>1)</sup> Man könnte ihn auch in den unteren Keuper legen, wenn man auf das eben erwähnte Erstauftreten der jurassischen Vorläufer das Schwergewicht legt.

machen. Bei den Farnen erreichen die Dipteridinen und Matoniaceen den Höhepunkt ihrer Entwicklung; *Clathropteris*, *Dictyophyllum*, *Thaumatopteris*, *Laccopteris* und später *Matonidium* sind in einer ganzen Anzahl von Arten weltweit verbreitet und in zahlreichen Resten erhalten. Die *Todites*- (*Cladophlebis*-) Formen gehören ebenfalls zu den häufigsten Fossilien. Von anderen Farnen erwähnen wir noch die *Coniopteris*-Arten, zu den Dicksonien gehörig. Die zu den *Hydropterides* gerechnete *Sagenopteris* gehört auch zu diesen Leitformen. Unter den Gymnospermen haben wir einmal zahlreiche äußerlich filicoide Formen, deren nähere Stellung im System noch unklar ist (z. T. wohl Cycadophyten darstellend), anderenteils entwickeln sich unter den Cycadophyten die Bennettiteen zu ihrer größten Mannigfaltigkeit; zahlreich sind die teils zu andern *Cycadales*, meist aber wohl zu den Bennettiteen gehörigen Cycadophytenblattformen: Pterophyllen, Otozamiten, Dictyozamiten, Zamiten, Ptilophyllen usw. gehören zu den häufigsten Funden. Dazu treten eine große Anzahl von Koniferen, den Araucarieen, Taxodieen, Cupressineen angehörig, auch die ersten Koniferen der modernsten Gruppe, der Abietineen, tauchen hier auf. Einen großen Aufschwung nehmen die Ginkgophyten. Während im Rhät und Lias sich noch vollspreitige ginkgoide Formen mit *Baiera* etwa gleichberechtigt nebeneinander befinden, treten die *Baiera*-Arten im mittleren Jura stark zurück und machen den hier ihre größte Entwicklung zeigenden *Ginkgo*-Blättern Platz. Außer diesen Gymnospermenformen sind noch die anscheinend eine besondere Gruppe repräsentierenden Nilssonien zu erwähnen, deren erste Angehörigen im älteren (Lunzer) Keuper auftauchen und die halb koniferoiden, halb cycadoiden Podozamiten. Ein reiches Florenbild entsteht so vor unseren Augen, das im Vergleich zu der Dürftigkeit der älteren Triasflora deutlich auf günstige Vegetationsbedingungen an vielen Stellen des Erdballs schließen läßt.

Wir haben mit der kurzen Charakterisierung der Juraflora eigentlich auch bereits diejenige der unteren Kreide gekennzeichnet. In der Tat, die Wealden- und Neocomflora ist noch eine rein jurassische. Von ersterer kennen wir aus Europa und Amerika besonders reiche Funde, so auch aus dem deutschen Wealden mit seinen örtlichen Kohlenbildungen, während die Neocomflora ärmer erscheint. Unter den jurassischen Floren, wenn man also hier so sagen darf, zeigt aber die Wealdenflora doch eine Anzahl Besonderheiten, die indes nur auf das Vorkommen besonders charakteristischer Arten und Gruppen der jurassischen Elemente hinauskommen. Man kann zugleich sagen, daß bei vielen der jurassischen Elemente hier bereits deutlich ein Rückgang, ein Aussterben zu bemerken ist. Dies gilt z. B. für die Dipteridinen; von diesen sind meist nur noch kleine Formen vorhanden (*Hausmannia*); dagegen tritt von den Matoniaceen zwar *Laccopteris* gegen früher be-

deutend zurück, in *Matonidium* treten aber häufig Formen auf, die der lebenden *Matonia pectinata* sich noch mehr annähern. Eine Rolle als Leitfossil spielt unter den Farnen eine als Polypodiacee geltende Form: *Onychiopsis Mantelli*. Auch Gleichenien sind stellenweise sehr häufig. Ferner ist die in ihrer systematischen Stellung immer noch unsichere, namentlich in Sandsteinen des Neocoms auftretende *Weichselia* zu nennen; es sei hier dem darüber S. 44 Gesagten hinzugefügt, daß nach neueren Funden die von BOMMER gegebene Rekonstruktion und andere Angaben noch auf sehr unsicherem Boden stehen. *Sagenopteris* ist nur noch mit kleinen Formen vertreten, ebenso die *Cladophlebis*-Arten. Unter den Gymnospermen haben die Ginkgophyten offenbar den Höhepunkt überschritten, wie die viel geringere Anzahl der Arten und Individuen zeigt. Genau dasselbe gilt von den Nilssonien, deren Wealdenform: *N. schaumburgensis* kleiner als die meisten jurassischen ist. Unter den Cycadophyten dagegen erheben sich die Bennettiteen zu einem weiteren Höhepunkt der Entwicklung; die vielen prachtvollen *Cycadeoidea*-Arten der unteren Kreide legen Zeugnis davon ab, neben denen andere, wie einige Williamsonien, nur noch eine Nebenrolle spielen. Besonders bemerkenswert sind unter den Gymnospermen noch die *Podozamites*-ähnlichen *Nageiopsis*-Arten, die allerdings auch schon im mittleren Jura bekannt sind, was auch in Vorläufern für die Matonidien und *Cycadeoidea*-Gruppe gilt (*C. Morierei* SAP. sp. im Oxford). Einige Formen der Cycadophytenblätter sind ebenfalls besonders in der unteren Kreide häufig, wie *Glossozamites* und große Otozamiten (*O. Klipsteini* DUNK.). Solche großen Formen wie der letztgenannte *Otozamites* sind zugleich mit die letzten ihrer Art; auch bei *Cycadeoidea maxima*, dem größten bekannten Bennettiteenconus mit 600 Samen beobachten wir, daß mit dem Auswachsen zu bedeutender Größe das nahe Aussterben angedeutet wird.

In der Tat tritt mit dem Abschluß der unteren Kreidezeit das Aussterben der jurassischen und damit der mesozoischen Flora, der Flora mit der Herrschaft der Gymnospermen überhaupt ein. Die Neuzeit der Pflanzenwelt beginnt, das Auftreten und baldige Vorherrschen der Angiospermen. Im Wealden und Neocom ist von diesem neuen Element noch nichts zu spüren, erst gegen das Ende der unteren Kreide, im allgemeinen erst im Albien und Aptien stellen sich Vertreter dieser neuen Gewächse ein, die sehr bald alles andere zurückdrängen. In der Einleitung zum Kapitel über Angiospermen (S. 348) ist bereits etwas Näheres über diese Verhältnisse gesagt. Hier sei nur noch erwähnt, daß die früheren Anschauungen, wonach die Angiospermen, speziell die Dikotylen an verschiedenen Punkten der Erde sich früher gezeigt hätten als z. B. bei uns, wo sie eigentlich erst im Cenoman hervortreten, auf Grund neuer Funde und Forschungen über-

holt sind. Die von FONTAINE bekannt gemachte, prinzipiell ja recht einleuchtende meso-känozoische Mischflora aus der Potomacformation (Monogr. U. St. Geol. Surv. XV, 1889) ist in zwei Floren aufgelöst worden, von denen die jüngere die Angiospermen enthält. Zudem sind höchst bemerkenswert die Funde von dikotylen Hölzern in Süd-England im Unter-Grünsand (Lower Greensand) durch STOPES. Es muß aber nach allem gesagt werden, daß die Beseitigung der Unstimmigkeiten in dem zeitlichen Auftreten der Angiospermen dem überraschenden Tatbestand des ziemlich plötzlichen und zahlreichen Auftretens dieser Pflanzen nichts von seinem Rätselhaften genommen hat. Wenn auch in den Bennettiteen eine Art Vorahnung für diese Pflanzengruppe gefunden werden mag, an deren letzte Blütezeit in der Unterkreide sich die Angiospermen unmittelbar anschließen, so sind wir doch weit entfernt davon, die verbindenden Mittelglieder zu kennen. Wir haben hierauf schon S. 293 hingewiesen. Die Bennettiteen haben ja selbst noch mit den Dikotylen z. T. zusammengelebt, wie die Funde in Süd-England beweisen; die Erwartung jedoch, etwa in diesen Schichten entsprechende Übergangsformen zu finden, die vorhanden gewesen sein müssen, ist bisher nicht erfüllt worden.

Was die Art der älteren Angiospermenflora angeht, so ist es jedenfalls in dieser Frage von weiterem Interesse, daß sich unter den ältesten Angiospermen gerade auch Angehörige der *Polycarpicae* und speziell der Magnoliaceen befinden, d. h. derjenigen Familie, die von HALLIER (s. S. 293) schon früher auf Grund rein botanischer Erwägungen als primitivste der Angiospermen in Anspruch genommen wurde, insbesondere, weil einige Gattungen im Holz usw. noch keine Spur von Gefäßen zeigen. Es wird zwar dieses Verhältnis von manchen Botanikern dahin gedeutet, daß dies als Reduktionserscheinung aufzufassen sei; indes erscheint bei Würdigung der gesamten Verhältnisse diese Annahme mehr als gezwungen. Während WIELAND die Magnoliaceen möglichst direkt von den Bennettiteen herleiten möchte, erblicken andere Forscher in den Einzelheiten der Ableitung der *Polycarpicae*-Blüte von derjenigen der Bennettiteen doch noch große Schwierigkeiten, die insbesondere die quirlige Stellung des Androeceum-Kreises bei den Bennettiteen bietet. Es wird Sache und Glück der paläobotanischen Forschung sein, die von ARBER und PARKIN u. a. geforderten oder andersgeartete Zwischenstufen in dem Blütenbau aufzufinden. Die sonstigen vegetativen Verhältnisse der Bennettiteen sind ja durchaus cycadeenartig, und wenn auch der gymnospermenhafte Bau des Holzkörpers mancher Magnoliaceen hier als vermittelnd angesehen werden kann, so sind doch die Blätter noch cycadoid. WIELAND hat allerdings versucht, auch zwischen gewissen Formen von ihnen und dem Dikotylenblatt zu vermitteln, doch kann man das mehr als Spekulation

betrachten, die noch nicht befriedigende Unterlagen hat (vgl. z. B. *Science* 48, 1918, S. 18; *Amer. Journ. Sci.* 38, 1914, S. 451).

Schließlich sei auch hier noch einmal erwähnt, daß sich im Jura Blätter und Früchte von angiospermenhaftem Habitus gefunden haben (S. 348); die Kunde von den näheren Verhältnissen dieser Objekte ist jedoch noch so unvollkommen, daß man auf sie keine bestimmteren Anschauungen gründen kann.

Betr. des Verlaufs der Angiospermenentwicklung sei zunächst betont, daß sich ein zeitlicher Unterschied in dem Auftreten der Monokotylen und Dikotylen, der beiden großen Gruppen der Angiospermen, nicht finden läßt, daß vielmehr schon in der unteren Kreide beide vorhanden sind, die Monokotylen allerdings, was auch für das gesamte Känozoikum gilt, in bedeutend geringerer Anzahl. Dieses Verhältnis hat indes offenbar darin seinen Grund, daß die meisten Monokotylen krautige Gewächse waren, und von solchen haben wir auch unter den Dikotylen relativ sehr wenig erhalten. Die meisten Reste der Angiospermen stammen von Bäumen und Sträuchern, wie das S. 348 schon gesagt wurde. Aus diesem Grunde nehmen unter den fossilen Monokotylen offenbar auch die Palmen eine so hervorragende Stellung ein, die in zahlreichen Blatt- und Stammresten seit der oberen Kreide bekannt sind. Auf Einzelheiten über die fossilen Monokotyledonen können wir hier verzichten und verweisen auf das S. 351 ff. Gesagte.

Werfen wir nun zum Schluß dieses Abschnittes einen kurzen Blick auf die weitere Entwicklung der Pflanzenwelt seit der unteren Kreide. Wir hatten schon gesagt, daß in der ältesten Angiospermenflora die *Polycarpicae* und *Amentaceae* eine besondere Rolle spielten. Unter den ersteren scheinen auch die Lauraceen schon sehr früh aufgetreten zu sein, wenn die *Sassafras*-Reste der nordamerikanischen Kreide richtig gedeutet sind. Allgemein gesprochen haben in diesen ältesten Dikotylenperioden die Choripetalen offenbar die Oberhand, und wenn auch ein Teil der Blätter aus diesen Schichten nicht mit Bestimmtheit bei bestimmten Familien untergebracht werden kann, so gewinnt man doch insbesondere aus der neueren BERRYschen Bearbeitung (*Maryl. Geol. Surv., Lower cretac.* 1911) ein dahin deutendes Bild.

Neben diesen vorherrschenden Angiospermenformen befinden sich andere Florenelemente, aus den Gruppen der Gymnospermen, der Farne und gelegentlich sonstiger Pteridophyten. Unter den Koniferen der Kreideflora spielen im Gegensatz zur Juraformation die Abietineen eine große Rolle, die schon durch zahlreichere Abietineenfunde im Wealden vorbereitet wurde. Blatt-, Zapfen- und Holzreste geben von einer starken Differenzierung der Gruppe Kunde; besonders die Gattung *Pinus* läßt schon einen großen Teil der modernen Sektionen wenigstens in der oberen Kreide erkennen. Eigentümliche Formen treten uns in Holz-

resten entgegen, die als primitive Abietineenformen, mit z. T. „arau-carioider“ Hoftüpfelung, angesprochen werden können; über diese ist früher (S. 330, 343) Näheres bereits mitgeteilt worden. Daneben spielen Taxodieen- wie die *Sequoia*- und *Geinitzia*-Arten der oberen Kreide, Cupressineen, weniger die Araucarieen eine Rolle, worüber bei den einzelnen Familien vorne Einzelheiten zu finden sind. Wir haben also jedenfalls eine recht bedeutende Koniferenflora in der Kreideperiode gehabt, was ja auch noch für das Tertiär und heute gilt.

Andere Gymnospermen, wie die Cycadophyten und Ginkgoaceen, spielen von jetzt ab eine Nebenrolle, wenn sie auch noch nicht so verarmt gewesen sind wie heute. Was wir von den Ginkgoaceen noch finden, in der Kreide sowohl wie im Tertiär, sind die kümmerlichen Reste dieser sonst echt mesozoischen Formen, die sich durch die Kreide hindurch bis heute verfolgen lassen, wie die Gattung *Ginkgo*. Ähnlich ist es aber auch anderen mesozoischen Formen ergangen; so *Nilssonia*, die noch in der oberen Kreide Böhmens und Sachalins nachweisbar ist; ja sogar im Eozän von Alaska (HOLLICK, Amer. Journ. Sci. 31, 1911, S. 327) werden noch zahlreichere mesozoische Residua angegeben, wie *Sagenopteris* (auch böhm. Kreide), *Nilssonia*, *Pterophyllum* und *Anomozamites*, inmitten einer echt tertiären Dikotylenflora. Diese mesozoischen Residua sind zu selten und untergeordnet, und auch wo sie einmal zufällig noch in größerer Menge auftreten, vermögen sie nicht das Gesicht der eigentlichen Flora der betreffenden Örtlichkeit zu verhüllen.

Es ist, wie vorn S. 347 gesagt, bemerkenswert, daß die fossilen Dikotylen, soweit eine ganz sichere Bestimmung, d. h. eine genaue Beziehung auf gewisse lebende Familien möglich ist, sich bisher vollständig in die lebenden Familien haben einpassen lassen. Die Auffindung von Sippen oder Familien, die den lebenden Formen fremdartig gegenüberstehen, ist bisher nicht zu verzeichnen. Abgesehen von den infolge ungenügender Vergleichsdaten und sonstiger Unvollkommenheiten des Materials nicht genauer bestimmbarer Stücken treten allerdings eine Anzahl gut charakterisierter Formen, namentlich gerade in der Kreideflora auf, wie die Crednerien, die Dewalqueen (auch im Tertiär sind noch solche bekannt, wie die *Gardenia*-Früchte u. a.), deren nähere Verwandtschaft aber trotzdem noch unklar ist. Dies liegt aber offenbar lediglich an der Unbekanntschaft mit den Früchten, Stämmen und sonstigen Organen dieser Pflanzen. Man darf auch für diese annehmen, daß sie sich bei vollkommener bekanntem Material in lebende Familien zweifellos einrangieren lassen werden.

Es scheint, daß die höher entwickelte Klasse der Dikotylen, die Sympetalen, erst in der oberen Kreide in nennenswerter Menge, in größerer Anzahl dann im Tertiär hervortritt. *Nerium*-, *Viburnum*-Arten

legen z. B. Zeugnis ihrer Existenz in der oberen Kreide ab. Es ist ja allerdings zu bedenken, daß gerade unter den Sympetalen die strauch- und baumförmigen Vertreter in der Minderzahl sind, und daß daher auch die Sympetalenreste in der Tertiärzeit kein richtiges Bild von ihrer wirklichen damaligen Rolle abgeben können, da ja krautige Pflanzen viel seltener gute bestimmbare Reste fossil hinterlassen haben. Immerhin spricht vieles für das geologisch jüngere Alter der Sympetalen gegenüber den Choripetalen.

Die Eozänflora zeigt noch manche Anklänge an die Flora der oberen Kreide, wie besonders die Persistenz der Dewalqueen und der zu den Quercineen gerechneten Dryophyllen zeigt; gleichzeitig treten in ihr aber zahlreiche Elemente hervor, die ihre Hauptblütezeit in der späteren Tertiärflora finden. Erschwerend tritt zur Gewinnung eines richtigen Bildes dieser Flora der Umstand hinzu, daß in bezug auf das Alter gewisser Alttertiärfloren die Sachlage selbst in Deutschland nicht genügend geklärt ist, vielmehr gerade neuerdings durch die Verschiebung eines großen Teils der mitteldeutschen älteren Braunkohlenformation aus dem Oligozän ins Eozän verdunkelt wird, ferner dadurch, daß die nordischen Tertiärfloren, die von HEER grobenteils als Miozän angesehen wurden, wohl sicher z. T. als bedeutend älter anzusehen sind. Man kann ja nicht annehmen, daß zur Miozänzeit, wo sogar schon in Deutschland (Lausitz) Frostspuren nachgewiesen sind, im hohen Norden eine ebensolche Flora unter womöglich noch günstigeren Verhältnissen gelebt habe als in unseren Breiten.

Die posteoazäne Flora kann man kurz als eine mit der heutigen übereinstimmende oder von ihr nur in untergeordneten Zügen abweichende bezeichnen. Zwar war die Art, wie die Florenelemente damals auf der Erde verteilt waren, in einigem von der heutigen abweichend, die Pflanzen selbst aber stehen, soweit bekannt und erkennbar, zu den heutigen in oft überraschend nahem Verwandtschaftsverhältnis. Es soll hier nicht mehr ein detailliertes Bild der Tertiärflora gegeben werden, das sich ja aus dem Angiospermenkapitel (S. 351 ff.) ergibt, sondern nur auf einige besonders hervorspringende Punkte hingewiesen werden. Auch ist noch hinten der Abschnitt: Pflanzengeographie hierzu zu vergleichen.

In der älteren Tertiärflora sind auch in unseren Breiten als besonders auffällige Florenbestandteile die Palmen zu erwähnen; im Eozän und Oligozän noch zahlreich vertreten, sind ihre Spuren im Miozän, besonders im jüngeren Miozän, nördlich der Alpen nur noch sehr sporadisch wahrzunehmen. Unter den Koniferen spielen neben den Abietineen die Taxodien, namentlich den heutigen Arten der Gattungen *Sequoia*, *Taxodium* und *Glyphostrobus* sehr nahestehend, die Hauptrolle. Ja, es scheint, daß sie wegen ihres massenhaften, bestandbildenden

Auftretens die wichtigsten Koniferen dieser Perioden bis zum Pliozän gewesen sind. Mit ihnen stoßen wir zugleich auf ein Florenelement, das, unserer heutigen Flora fremd, der tertiären europäischen den Stempel aufgedrückt hat; nämlich die Anwesenheit zahlreicher heute in Nordamerika, Ostasien, ferner in den Mediterranländern und auch den pontischen Bezirken verbreiteter Pflanzenformen. Diese spielen sämtlich noch bis zum Pliozän eine bedeutende Rolle in unserer Flora, haben aber in Europa heute nur wenige Residua hinterlassen, von denen im pflanzengeographischen Teil noch die Rede sein wird. Die Eiszeit hat bei uns wesentlich erst die heutigen Verhältnisse verursacht, indem sie dieses Florenelement zum Aussterben brachte. In Nordamerika, Ostasien usw. sieht man dagegen noch heute eine Tertiärflora blühen und wachsen, deren ehemals bei uns heimische Angehörige erst durch den Menschen z. T. den Rückweg nach Europa als Zierpflanzen gefunden haben, wie die Magnolien, viele *Acer*- und *Quercus*-Arten, *Liriodendron*, *Catalpa*, *Thuja*, Taxodien, Abietineen u. a. Koniferen.

Auch diese Pflanzen sind nach dem Pliozän erst allmählicher bei uns ausgestorben, als es bei rohem Vergleich der diluvialen Flora mit der tertiären den Anschein hat. Man hat gerade neuerdings im Inter-glazial wiederholt Spuren von solchen „Tertiärrelikten“ noch nachweisen können, worüber der Abschnitt über die Diluvialflora von Dr. STOLLER Aufschluß gibt. Noch heute haben wir aber im südlichen Europa eine Anzahl „Tertiärrelikte“, wie z. B. die *Pinus Peuce* (rumelische Weimutskiefer), *Picea omorika* (Serbien), *Aesculus Hippocastanum* (Griechenland), deren nächste Verwandte in Nordamerika oder Ostasien zu suchen sind. Dagegen wird man sich in der Auffassung der im westlichen Irland, Norwegen und den Shetlandsinseln gefundenen „nordamerikanischen Pflanzen“ (ca. 1/2 Dutzend im ganzen) als Tertiärrelikte noch vorsichtig zu verhalten haben. Näheres über die Diluvialflora, die sonst mit der heutigen unserer Gegenden übereinstimmt, können wir uns hier ersparen und verweisen noch einmal auf den Abschnitt von Dr. STOLLER (S. 409 ff.).

## 2. Die großen Entwicklungsabschnitte des Pflanzenreichs

Versucht man auf Grund der Entwicklung der Pflanzenwelt für diese ähnliche große Entwicklungsabschnitte zu unterscheiden und zu begrenzen, wie sie auf Grund der Entwicklung der Tierwelt als Paläozoikum, Mesozoikum und Känozoikum bekannt sind, so gelingt dies ohne Schwierigkeiten. Man kann sehr gut analoge Abschnitte für die Pflanzenwelt begrenzen, die als Paläo-, Meso- und Känophytikum zu be-



zeichnen wären. Der erste Abschnitt würde sich als Algenzeit charakterisieren lassen und das Präkambrium, Kambrium und Silur umfassen. Keinerlei sichere Reste von Landpflanzen sind aus diesen Perioden bekannt, keinerlei Pflanzen, die auf eine höhere Organisation als Algen schließen lassen. Indes hatten wir schon S. 425 betont, daß das Fehlen von etwaigen Landpflanzen besonders im Silur vielleicht nur auf ungünstigen Erhaltungsbedingungen, vielleicht auch auf größerer Zartheit der betreffenden Pflanzen beruht. Überblickt man die ältesten bekannten Landpflanzen, die *Psilophytales*, Arthrostigmen, „*Aphylopteris*“-Arten usw. des älteren Devons, so stellen sich diese fast ausnahmslos als offenbar kleinere, mehr oder weniger krautige Pflanzen dar, und nur in der *Archaeosigillaria primaeva* des Mitteldevons treffen wir einen mehr baumförmigen Typus an, der zudem noch ziemlich allein dasteht; erst im Oberdevon treten uns häufiger z. B. in den Cyclostigmen größere Pflanzen entgegen. Man wird daher wohl annehmen können, daß etwaige silurische Landpflanzen ebenfalls kleinkrautig gewesen sind, und das krautige Stadium als das erste der Landpflanzen ansehen können. Die Möglichkeit des Vorhandenseins von Landpflanzen im Silur und die ungünstigen Erhaltungsbedingungen der damaligen etwaigen Landflora lassen es gewagt erscheinen, etwa mit dem Unterdevon den Beginn einer neuen großen Entwicklungsperiode der Pflanzenwelt anzusetzen; wir haben deswegen, wie ja auch die Zoologen das Paläozoikum (bis zum Perm einschließlich) als Ganzes bestehen lassen, das Paläophytikum von den ältesten Perioden bis zum Perm zusammengefaßt, bemerken jedoch noch einmal, daß bei vollkommenerer Kenntnis der ältesten Floren später wohl einmal eine Abtrennung der Primitivflorenzeit, einer Algenzeit, wird durchgeführt werden können und müssen.

Die ältesten Landpflanzen, über die wir vollständigere Kunde haben, die Psilophyten, waren primitive Pteridophyten, die sich aber durch eine sehr primitive (mikrophylle) Beblätterung oder das Fehlen einer solchen und durch den Mangel an Sporophyllen von den Pteridophyten unterscheiden. Auch (im Mitteldevon) haben wir noch eine Form, deren Sporangien endständig an Auszweigungen standen, ohne daß man von Blättern und Sporophyllen etwas bemerkt: *Pseudosporochnus*. Ihnen folgen im Mitteldevon Formen, deren nähere systematische Zugehörigkeit z. T. unklar ist, denen aber wohl auch großenteils irgend welche Pteridophyten, z. T. auch vielleicht schon Gymnospermen angehört haben. Zapfenförmige Infloreszenzen stellen sich ein (z. B. *Bröggeria* NATH., Norwegen) und die ersten Makrophyllineen, die aber erst im Oberdevon stark hervortreten, worüber wir schon im vorigen Abschnitt gesprochen haben. Trotz der Zunahme der Gymnospermen im Karbon (besonders der Pteridospermen oder *Cycadofilices*, Cordaiten und später der Walchien, der ersten Koniferen) hatten wir gesehen

(S. 432), daß auch das Karbon als Pteridophytenzeit in Anspruch zu nehmen ist. Die Unmöglichkeit, die Rotliegendflora von der karbonischen trotz des stärkeren Gymnospermeneinschlags zu trennen, hatten wir ebenfalls dort dargelegt und gleichzeitig betont, daß die erste Flora, die durch das Verschwinden der karbonischen Pflanzenwelt und das Vorherrschen gymnospermer Pflanzen (Koniferen, Ginkgophyten) ein gänzlich neues Gesicht zeigt, die Zechsteinflora ist. Es ergibt sich also von selbst, da wir eine Zweiteilung der älteren Floren aus den vorgenannten Gründen noch nicht vornehmen wollen, die Zusammenfassung der älteren Floren bis zum Rotliegenden einschließlich als Paläophytikum (s. Tabelle 430).

Da wir also mit dem Zechstein (Kupferschiefer) die nächstjüngere Entwicklungsperiode, das Mesophytikum, beginnen lassen, so ergibt sich die Tatsache, daß das Ende des Paläophytikums mitten in die Permformation hineinfällt, während das Paläozoikum erst mit der Trias beginnt. Man kann diese Tatsache auch so ausdrücken, daß man sagt, die Entwicklungsperioden des Pflanzenreichs stimmen mit den auf Grund der Tierwelt von den Geologen angenommenen nicht überein, sondern endigen früher als sie, eilen ihnen gewissermaßen voraus<sup>1</sup>).

Das Mesophytikum, durch die Vorherrschaft der verschiedenen Gymnospermengruppen, der Koniferen, Cycadophyten, Ginkgophyten, Nilssonien und noch im einzelnen unklarer Sippen eindeutig charakterisiert, reicht bis zum Wealden-Neokom einschließlich, was wir nach den Auseinandersetzungen S. 436 hier nicht weiter zu begründen brauchen. Will man noch einen Unterabschnitt in dieser Entwicklungsperiode ansetzen, so würde man diesen vom Keuper (ev. Rhät) an rechnen müssen, da im Keuper die im Jura ihre Blütezeit erreichenden Gruppen der Dipteridinen, Matoniaceen und Toditen, der *Bennettitales*, der Nilssonien, sich zuerst zeigen. Auch hier würde also der Unterabschnitt mitten in eine geologische Formation hineinfallen und sich in keiner Weise mit dem gewöhnlichen, mit dem Jura beginnend, decken. In gleicher Schärfe tritt dies Verhältnis am Ende des Mesophytikums, dem Wealden-Neocom hervor, das noch eine rein jurassische Flora führt; erst mit dem Aptien-Albien beginnt die Neuzeit der Pflanzenwelt, das Känophytikum, durch die Angiospermen charakterisiert, das bis heute noch fort dauert. Auch der Abschluß des Mesophytikums fällt somit früher als das Känozoikum, das mit dem Eozän beginnt, charakterisiert durch die neu auftretende und sich stark entwickelnde Säugetierwelt. Auch im Känozoikum der Pflanzenwelt könnte man noch einen Unterabschnitt machen, nämlich mit dem Beginn der Oligozänzeit, in-

<sup>1</sup>) Auf diese Tatsache hatte schon früher WEISS hingewiesen, was aber wenig Beachtung gefunden zu haben scheint (Z. d. Deutsch. Geol. Ges. 29, 1886, S. 225).

sofern als von da ab die fremdartigen Formen der Kreide und des Alttertiärs verschwunden sind und die Flora sich bereits wesentlich auf den heutigen oder einen diesem nahekommenden Stand stabilisiert hat. So hatten wir ja schon S. 441 die Tertiärflora in diesem Umfang als die heutige bezeichnet. Die Entwicklung der Tierwelt im Tertiär dagegen ist um diese Zeit noch lange nicht auf einem Ruhepunkt — von heute aus gesehen — angekommen, wie die vielen fremdartigen Formen der Säuger dieser und späterer Tertiärabschnitte zeigen. Ein Blick in irgend ein Lehrbuch der Geologie und Paläontologie läßt dies erkennen. Haben wir doch selbst im Diluvium noch ausgestorbene Tierformen, was man von den Pflanzen wohl kaum sicher behaupten kann. Schon im Oligozän-Miozän gibt es im Gegenteil eine ganze Reihe von Arten und Formen, deren heutige Analoga ihnen so nahe stehen, daß eine Unterscheidung kaum möglich ist (*Taxodium*, *Sequoia*-Arten, *Glyptostrobus*, viele Dikotylen usw.).

Es fragt sich, was es mit diesem jeweils bedeutend früheren Beginn der großen pflanzlichen Entwicklungsperioden auf sich hat. Am durchsichtigsten dürfte die Sache für den letzten Abschnitt sein. Allgemein kann zunächst gesagt werden, daß letzten Endes die Tierwelt von der Pflanzenwelt abhängig ist<sup>1)</sup>. Für die gegenwärtige Tierwelt, insbesondere der Säuger und Vögel, ist jedenfalls klar, daß sie ohne die Angiospermen nicht existenzfähig ist. So erscheint die Präexistenz einer Angiospermenflora für die Entwicklung dieser höheren Tiere naturnotwendig. Erst nachdem die entsprechende Pflanzenwelt da war, konnte sich eine Tierwelt dieser Art entwickeln und fortbestehen.

Man wird, da das Verhältnis der Entwicklung von Tierwelt und Pflanzenwelt zueinander wohl ein prinzipielles ist, für die Verschiedenheit des Abschlusses des Paläophytikums und Paläozoikums wohl ähnliche Gründe annehmen können, wiewohl die Einzelheiten hier undurchsichtiger sind. Man sieht jedenfalls, daß hier eine grundsätzlich wichtige Relation in der Entwicklung des Organismenreichs vorliegt, die nicht scharf genug betont werden kann. In der Tabelle S. 430 ist darauf in übersichtlicher Weise nach den vorigen Darlegungen Bezug genommen worden.

<sup>1)</sup> Dieses Verhältnis drängt sich ja dem unbefangenen Beobachter der heutigen Lebewelt so sehr auf, daß der obige Grundgedanke sogar in der in der Bibel mitgeteilten Schöpfungsgeschichte zum Ausdruck kommt, wonach Gott erst die Pflanzen, dann die Tiere erschuf.

## Anhang

### Residua früherer Floren in späteren, insbesondere in der heutigen

Wir haben in Abschnitt 2, S. 442, gesehen, daß die großen Entwicklungsperioden der Pflanzenwelt sich zwar — besonders die letzte — mit einigermaßen scharfem Schnitt begrenzen lassen; wir dürfen aber selbstverständlich nicht annehmen, daß etwa die Angiospermenflora mit einer Schnelligkeit, die an einen Schöpfungsakt erinnert, die unterkretazische Flora abgelöst habe. In Wirklichkeit hat sich die uns rasch erscheinende Entwicklung in gewaltigen Zeiträumen allmählich vollzogen, wenn auch das Tempo der Entwicklung sicher zu verschiedenen Zeiten der Erdgeschichte verschieden rasch gewesen sein wird, beeinflußt durch äußere und innere Faktoren, deren Art wir nicht näher durchschauen können. Es sind ja mit der Angiospermenzeit keineswegs alle echt mesozoischen Formen ausgestorben; bei einigen von ihnen kann man direkt ein allmähliches Aussterben beobachten. Man sieht, wie die von ihnen nachweislich bewohnten Areale kleiner werden, wie sie selbst immer seltener werden, um schließlich vollständig zu erlöschen oder sich an einigen wenigen Punkten noch bis in die Jetztzeit zu erhalten. Man wird bei der geringen Rolle, die solche Florenbestandteile in der Gesamtflora spielten, nicht erwarten können, sie an allen oder auch nur einen größeren Teil der ehemaligen Vorkommen auf Grund von Fossilfunden nachzuweisen. Um so wichtiger sind die Funde, die durch günstige Umstände davon dennoch gemacht worden sind. DARWIN hat solche Pflanzen oder Tiere, die sich als zweifellose Reste, echte Relikte früherer Floren, noch in der heutigen nachweisen lassen, als „lebende Fossilien“ bezeichnet, und SEWARD hat den betreffenden Pflanzen ein eigenes kleines Buch: *Links with the past in plant world* (Cambridge 1911) gewidmet. Es wird sich aber bei der Betrachtung solcher Residua keineswegs bloß um solche handeln, die noch in der heutigen Flora vertreten sind, sondern auch um solche, die bereits in früheren Perioden ausgestorben sind, in diesen aber zweifellos schon unter den Begriff „Relikte“ fielen. Um also für unsere Zwecke den Begriff „Florenrelikt“ noch genauer zu definieren, sei noch auf einiges hingewiesen und an greifbaren Beispielen erläutert. Unter einem „Relikt“ verstehen wir Angehörige einer Sippe oder Gattung, deren Blütezeit und Höhepunkt in frühere Perioden fällt, deren Angehörige also in späteren Floren als Fremdlinge erscheinen, meist im Vorkommen auf beschränkte Gebiete zusammengedrängt oder beschränkt. Sie können in diesen Gebieten ihrerseits unter Umständen noch eine beträchtliche Rolle in der Flora gespielt haben oder noch spielen; ihre Reliktnatur ergibt

sich dann aus dem Verhältnis der Gesamtverbreitung und Bedeutung in der früheren Flora. So z. B. ist *Taxodium distichum* trotz des massenhaften Vorkommens in den Küstensümpfen der südlichen atlantischen Vereinigten Staaten ein Relikt, während die Equiseten und Lycopodien der heutigen Flora keine Relikte, sondern noch in der heutigen Flora vertretene Angehörige persistenter Rassen sind, da schon im Paläozoikum und Mesozoikum mit mehr oder weniger großer Bestimmtheit Pflanzen auftreten, die in dieselben Familien hineingehörten, ihrerseits vielleicht in manchen Perioden zeitweise eine größere Rolle spielten als vorher oder nachher, aber doch in der weiten Verbreitung über große Teile der Erdoberfläche eine ähnliche Rolle gespielt haben werden, wie sie in der heutigen Flora haben.

Solche Relikte lassen sich schon in ziemlich alten Floren nachweisen und sind gerade deswegen von größerem Interesse, weil sie ihrerseits ein Zeichen der Allmählichkeit der Entwicklung der Pflanzenwelt sind, die alles Sprunghafte — mag es auch manchmal nicht so scheinen — vermeidet. Man bezeichnet solche Reste früherer Perioden in späteren häufig als „Nachläufer“; von der späteren Zeit aus gesehen sind sie als „Relikte“ zu bezeichnen. Wir geben im folgenden nur wichtige Beispiele, die sich auch würden vermehren lassen, besonders bei noch genauerer Durchforschung der Lokalfloren. Schon in der Flora des untersten Produktiven Karbons findet man solche Relikte; von den älteren Floren wollen wir hier aus naheliegenden Gründen schweigen. Einzelne echt kulmische Arten finden sich noch in den Waldenburger Schichten Niederschlesiens und den tiefsten Ostrauer Schichten Oberschlesiens; wir nennen hier *Asterocalamites*, ferner den kulmischen Arten sehr nahestehende Sphenopteridien in Oberschlesien.

Späterhin im Rotliegenden sind als Relikte anzusprechen die außerordentlich spärlichen *Lepidodendron*- und *Lepidophloios*-Funde, die etwaiger rhytidoleper Sigillarien, der vereinzeltten Funde von *Pecopteris plumosa* und wohl noch andere. Ob in der Kupferschieferflora des unteren Zechsteins Relikte der permokarbonischen Flora anzunehmen sind, ist bei der Dürftigkeit dieser Flora und der geringeren räumlichen Verbreitung schwierig zu sagen. Doch möchte ich wenigstens die kleine *Callipteris Martinsi*, deren nächste Verwandte die rotliegende *C. lodenensis* ZEILLER ist, als solches ansprechen. Auch in der Buntsandsteinflora sind „Relikte“ aus der permokarbonischen Flora angegeben worden. Doch darf man dabei nicht, wie früher schon betont, an *Pleuromeia* denken; von den S. 434 besprochenen neueren Angaben von FRENTZEN erscheint fast allein die über *Psaronius triasicus* im Reliktensinne bis auf weiteres annehmbar, dessen Wurzeln mit verbindendem Gewebe trotz der Unkenntnis der Anatomie des nicht erhaltenen Stammes jedenfalls im Permokarbon als *Psaronius* passieren würden.

In der jurassischen Flora (die wir hier mit der rhätischen zusammenfassen können) haben wir einige sehr interessante Reliktengebiete. Diese sind das Gebiet von Tonkin (China) und neuerdings auch Mexiko. An beiden weit voneinander entfernten Stellen treten hier inmitten einer echt liassischen Flora Relikte der älteren Gondwanaflorea auf, in Tonkin nach ZEILLER *Glossopteris* und *Noeggerathiopsis*, in Mexiko nach WIELAND ebenfalls *Glossopteris* und *Noeggerathiopsis*, z. T. in denselben Arten wie wir sie aus der permotriassischen Gondwanaflorea kennen. Man wird kaum fehl gehen, wenn man diese Vorkommen als Relikte auffaßt; merkwürdigerweise haben diese Pflanzen als letzte Zufluchtsorte Gebiete gefunden, die außerhalb der eigentlichen früheren Gondwanagebiete gelegen zu haben scheinen. Auch die Phyllotheken im sibirischen und oberitalienischen Jura kann man vielleicht als Relikte deuten. Zahlreicher sind die Relikte, die sich als eigentlich mesozoische Formen im Känophytikum und auch noch in der heutigen Flora bemerkbar machen. Wir nennen zunächst die *Nilssonia*-Funde, die in der oberen Kreide Böhmens (VELENOVSKY) und Sachalins (HEER) gemacht worden sind, denen sich neuerdings nach HOLLICK solche im Alttertiär von Alaska anschließen. Es sind sämtlich kleine Formen, meist noch kleiner als die Wealden-*Nilssonia* (*N. schaumburgensis*). Der von HOLLICK (Amer. Journ. Sci. IV, 31, S. 327, 1911) bekannt gemachte Fundort ist überhaupt in der ganzen Reliktenfrage vielleicht der interessanteste, da außerdem noch *Sagenopteris*-, *Pterophyllum*- und *Anomozamites*-Stücke von dort angegeben werden, zusammen mit rein tertiären Formen wie *Taxodium distichum miocenum*, *Populus arctica*, *Corylus Mc. Quarri*, *Carpinus grandis* u. a., die also noch in unserem Miozän und z. T. noch später bekannt sind. *Sagenopteris* ist außerdem in der oberen Kreide (Perutzer Schichten) von Böhmen gefunden worden.

Besonders interessant sind die Schicksale einiger typisch mesozoischer Formen, die noch in der heutigen Flora fortleben, der *Ginkgo*-Bäume, der Dipteridinen und Matoniaceen, denen man noch die sich *Todea* annähernden *Todites*-Arten unter den Osmundaceen anschließen kann. Betrachten wir zunächst die Schicksale der *Ginkgo*-Bäume, die noch in der Weald-Flora mit *Ginkgo*-Arten (*G. pluripartita*) und einer *Baiera* (*B. Brauniana*) vertreten sind. In der jüngeren Kreide dagegen sind Ginkgoaceenfunde schon sehr selten; die meisten der hier gefundenen Blätter schließen sich in der Blattform dem lebenden Typus an, meist als *G. adiantoides* HEER bezeichnet. Man hat solche in der oberen Kreide von Sachalin, von Nordamerika (Laramie-Schichten, Grenzschichten von Kreide-Alttertiär; s. WARD, Types of the Laramie-Flora, 1887, T. I, 4—6); diese Funde im Verein mit denen im Tertiär (Insel Mull, Schottland [Eozän], Grönland, Sinigaglia [Italien], Spitzbergen, Pliozän von Frankfurt a. M. und Frankreich [Ardèche]) zeigen, daß

*Ginkgo adiantoides* und ähnliche Arten trotz ihrer offenbaren Reliktenatur früher eine viel weitere Verbreitung in der känozoischen Flora gehabt haben müssen. Die pliozänen Funde machen die Herüberrettung der *Ginkgo biloba* in die Jetztzeit leichter begreiflich; man wird die Art im Gebiet ihres jetzigen Refugiums vielleicht noch in quartären Schichten erwarten dürfen.

Die Dipteridinen, *Dipteris*-Arten (s. S. 44) sind ebenfalls in der jetzigen Flora noch vorhanden und in einer Anzahl von Arten im malesisch-polynesischen Gebiet verbreitet. Wie sich aus dem früher Gesagten ergibt, hatten aber ihre Vorfahren im Mesozoikum, die *Clathropteris* und *Dictyophyllum*-Arten besonders, eine weltweite Verbreitung und gehörten an sehr zahlreichen Stellen zu den unvermeidlichen Bestandteilen der Juraflora. Die kleineren Hausmannien des Weald-Neokom ähneln manchen lebenden *Dipteris*-Arten recht sehr. Im Känophytikum sind keine Reste von ihnen mit Sicherheit bekannt; doch kann man einige Blattreste aus der böhmischen Kreide vielleicht dahin rechnen. Es ist also hier in bezug auf Fossilfunde eine Lücke zwischen der Unter- bzw. Oberkreide und der Jetztzeit vorhanden; man wird *Dipteris*-Arten zunächst am ehesten im Tertiär der jetzigen Heimatgebiete erwarten dürfen.

Ähnlich liegen die Verhältnisse für die Matoniaceen, speziell für die Vorfahren von *Matonia pectinata*, die nur noch an der Südspitze der Halbinsel Malakka und Nord-Borneo (mit *Dipteris conjugata* zusammen) vorkommt. Ihre mesozoischen Vorfahren sind fast ebenso zahlreich wie die von *Dipteris* und bestehen in den *Laccopteris*- und *Matonidium*-Arten, letztere besonders *Matonia*-ähnlich. Auch hier ist mit dem Känophytikum gewissermaßen ein Abschluß der Fossilfunde vorhanden; nur die von KRASSER aus der mährischen Oberkreide bekannt gemachte *Matonia Wiesneri* legt Zeugnis ab von dem Vorkommen der Gruppe im Känophytikum. Bei der großen Seltenheit der Pflanze und der Beschränktheit ihres Vorkommens sind etwaige spätere Fossilfunde wenig wahrscheinlich oder jedenfalls große Glücksache.

Auch die Dicksonieen scheinen im Mesozoikum (*Coniopteris*) eine größere Rolle gespielt zu haben als später und jetzt; das Auftreten einer Anzahl von insulären Arten prägt manchen Arten schon den Reliktencharakter auf, wie auch der *Thyrsopteris elegans* auf Juan Fernandez. Auch für die Marattiaceen wird die gleiche Annahme zutreffen. Die große Ungleichförmigkeit der dahin gerechneten lebenden Farn-gattungen läßt dies schon vermuten. Abgesehen von den im Paläozoikum dahin gestellten zahlreichen Formen begegnet man im Mesozoikum ihnen im Verhältnis viel zahlreicher, als die heutigen Arten erwarten lassen. Die *Danaeopsis*- und *Marattiopsis*-Arten des Keupers und Jura, die *Asterotheca Meriani* im Keuper legen Zeugnis davon ab;

ferner die mit *Kaulfussia* verglichenen *Nathorstia*-Arten der unteren und oberen Kreide und Stücke wahrscheinlich von *Angiopteris*-Blättern aus dem Tertiär von Tonkin (ZEILLER) sind noch jüngere Funde.

Seitdem die Verwandtschaft vieler *Cladophlebis*-Arten (*Todites*), die in der jurassischen Flora so gemein sind, mit *Todea*, einem „plumpen und urweltlich anmutenden“ Farn aus der Familie der Osmundaceen, klar geworden ist, kann man *Todea* (heute in Südafrika und dem australischen Gebiet) ebenfalls als Relikt ansprechen, wonach sie mit ihrem dicken und plumpen Stamm und Rhizom schon sowieso aussieht.

Hatten wir eben eine Anzahl von Relikten der mesozoischen Flora betrachtet, so haben wir in der heutigen Flora doch auch solche aus der jüngeren, känophytischen, spezieller der Tertiärflora. Wir wollen dabei nicht von örtlichen oder regionalen Relikten sprechen, als die wir schon vordem die nordamerikanischen Formen in Südeuropa kennen gelernt haben, sondern nur von solchen, die, in der Tertiärzeit weltweit verbreitet, in der Jetztzeit auf ein relativ geringes Gebiet eingengt oder eingeschränkt erscheinen, mögen sie auch in diesem noch eine größere Rolle spielen. Hier erscheinen speziell eine Anzahl von Koniferen erwähnenswert, bei denen die Verhältnisse besonders durchsichtig sind und auf die wir uns hier auch beschränken wollen, da bei den Angiospermen zwar manche Familien und Sippen in der Verbreitung beschränkt worden sind, ohne daß sie als Relikte angesprochen werden dürfen, wie die Magnolien. Zunächst sind hier eine Anzahl Angehörige der Taxodieengruppe zu nennen, die im Tertiär auf der gesamten Nordhemisphäre weitverbreitet und häufig wohl wesentlich durch die Wirkungen der Eiszeit auf ihre jetzigen Wohngebiete beschränkt wurden. Es sind dies die allerdings in ihrem Wohngebiet an der atlantischen Küste Nordamerikas noch massenhaft vorhandene Sumpfyzypresse selbst (*Taxodium distichum*), in noch höherem Grade dagegen die Sequoien, namentlich *Sequoia gigantea*, der berühmte Mammothbaum des Yosemite-Tales (Kalifornien), die ohne staatlichen Schutz wohl schon ausgerottet wäre; auch ihre noch zahlreich im Felsengebirge vorhandene Schwester, *S. sempervirens*<sup>1)</sup>, die das bekannte red-wood liefert, gehört dahin, wie der strauchige *Glyptostrobus* in China, über die wir früher bereits näher gesprochen hatten (S. 316). Mit Vorliebe zitiert man auch die auf der Südhemisphäre weitverbreiteten Araucarien als Relikte; indes obwohl an dem hohen Alter dieser Familie auch für uns nach dem vorne Gesagten kein Zweifel sein kann, darf man doch wohl bei ihrem noch ziemlich zahlreichen und formenreichen Auftreten nicht als von eigentlichen Relikten reden. Eher wäre dies bei anderen, im ganzen

---

<sup>1)</sup> Auch im japanischen Tertiär scheinen diese Taxodien nach NATHORST vorhanden gewesen zu sein.



geologisch zweifellos viel jüngeren Formen angebracht wie der Douglasfichte (*Pseudotsuga*), die heute auf Nordamerika und Japan beschränkt, neuerdings in Europa in Form von zweifellos richtig bestimmten Holzresten im Tertiär gefunden ist, oder von *Sciadopitys* in Japan (bei uns im Tertiär; sehr ähnlich auch *Sciadopitytes* des jüngeren Mesozoikums). Zweifellos befinden sich unter den Koniferen noch mehr Gruppen oder Gattungen, auf die die Bezeichnung „Relikt“ paßt (*Athrotaxis*, *Taiwania* z. B.), bei denen man aber die fossilen Ahnen und deren Verbreitung noch nicht oder zu wenig kennt. Mit *Athrotaxis* (heute australisch) sind schon die Echinostroben des oberen Jura in Verbindung gebracht worden, ferner Reste aus der unteren Kreide Südamerikas und dem böhmischen Tertiär.

### 3. Pflanzengeographisches und Ökologisches

#### a) Pflanzengeographisches über die früheren Floren

Die Fragen, die die Verbreitung der früheren Pflanzenformen auf der Erdoberfläche betreffen, gehen z. T. wie in der heutigen Pflanzengeographie eng zusammen mit den Problemen, die die Wachstumsbedingungen der einzelnen fossilen Floren betreffen. Je weiter wir in den geologischen Perioden zurückgehen, desto schwieriger werden die Antworten auf diese Fragen. Während man bei den jungen Floren, insbesondere bei der Tertiärflora, die ja fast als die heutige Flora zu bezeichnen ist, an eben der heutigen Flora eine feste Stütze findet, indem man aus den ökologischen Verhältnissen der heutigen mit den tertiären z. T. sehr nahe verwandten Formen auf die tertiären Verhältnisse schließt, wird dieser Weg um so ungangbarer und schwieriger, je weiter man zurückgeht, da die Zahl der mit heutigen Formen verwandten Gruppen immer geringer wird, und wenn man selbst im Paläozoikum noch versucht hat und versuchen muß, ähnliche Bahnen zu wandeln, so kann dies doch nur mit großer Vorsicht geschehen und nur im Verein mit anderen Verhältnissen benutzt werden, die die geologischen Verhältnisse und die paläozoische Flora darbieten.

Pflanzengeographische Studien, die doch in erster Linie die Landfloren betreffen, lassen sich im älteren Paläozoikum wegen des geringen, an den einzelnen Fundorten bekannten Materials nicht oder kaum betreiben. Selbst im Oberdevon, wo doch an einer ganzen Reihe von Fundorten Pflanzenreste gefunden worden sind (Bäreninsel, Irland, Nordamerika, Belgien, Harz, Australien), wird man sich nicht gerne über die Frage allgemeiner oder speziellerer Verbreitung gewisser Pflanzenformen äußern wollen, und auch z. B. das bisher alleinige Auftreten von *Pseudobornia* auf der Bäreninsel nicht als eine pflanzengeographische

Besonderheit dieser Gegend im Oberdevon anzusprechen wagen, zumal andere Formen derselben Flora, wie die Cyclostigmen, die *Archaeopteris*-Gattung so weit verbreitet sind. Erst das reichliche Material, das uns die Steinkohlenflora hinterlassen hat, läßt pflanzengeographische Studien fruchtbar erscheinen und verleiht den darauf gegründeten Aussagen ein bedeutenderes Gewicht.

Die Flora der Steinkohlenperiode ist an zahlreichen Stellen der Erde bekannt geworden und speziell die aus den in Abbau begriffenen Steinkohlenbecken herausgekommenen Mengen an Pflanzenfossilien sind groß; man findet ja fast in jedem naturwissenschaftlichen Museum welche davon. Aber auch solche Perioden der Steinkohlenformation und des Rotliegenden, die ganz oder ziemlich kohlenarm sind, haben oft nicht unbedeutliche Mengen von Pflanzenfossilien geliefert; ja gelegentlich steht die Menge und Güte der zutage geförderten Pflanzenfossilien im umgekehrten Verhältnis zur Dicke und Mächtigkeit der Flöze, wie z. B. in den Sattelflözschichten Oberschlesiens. So haben wir aus dem Kulm und dem Rotliegenden ebenfalls große Mengen an fossilem Pflanzenmaterial bekommen.

Je mehr man sich mit der Steinkohlenflora — sowohl der kulmischen als der oberkarbonischen — beschäftigte, je eindringlicher die Kenntnis der Einzelformen wurde, desto mehr merkte man, daß die Steinkohlenflora von der Art unserer Gebiete in relativer Gleichartigkeit enorme Areale bedeckt haben muß. Nicht nur gleiche Gattungen, sondern auch gleiche Arten derselben Gattungen sind z. B. in den meisten europäischen Steinkohlenbecken mit Leichtigkeit eine ganze Reihe herzuzählen: *Palmatopteris furcata*, *Pecopteris Miltoni*, *Alethopteris Serli*, *Neuropteris gigantea*, *Linopteris neuropteroides*, *Sphenophyllum cuneifolium*, *emarginatum*, *majus*, *Calamites Suckowi*, *Annularia stellata* und *sphenophylloides*, *Lepidodendron obovatum* und *aculeatum*, *Stigmaria ficoides* sind einige Beispiele solcher in allen europäischen Steinkohlenbecken vorkommender Formen. Ja noch weit über das europäische Areal geht die Flora dieses Charakters hinaus. Das südlichste in der alten Welt bekannte Vorkommen einer Steinkohlenflora dieses Typus ist im südlichen Oran in Nordafrika bei 29° n. Br. beobachtet<sup>1)</sup>. In Kleinasien führt das Becken von Eregli am Schwarzen Meer eine Karbonflora von rein „europäischem Typus“, und in Spanien haben wir ebenfalls eine mit der nordeuropäischen übereinstimmende Steinkohlenflora. Aus unterkarbonischen Ablagerungen kennen wir ebenfalls aus zahlreichen, örtlich weit entfernten Ablagerungen zahlreiche Pflanzenreste. Formen wie *Lepidodendron Veltheimi*, *Volkmannianum*, *Astero-*

<sup>1)</sup> Auch vom Sinai-Gebirge werden Karbonpflanzen, anscheinend aber Unterkarbon angegeben.

*calamites* sind aus dem europäischen Kulm wie aus dem argentinischen, peruanischen, dem Spitzbergener Unterkarbon bekannt. Von der unterkarbonischen Flora haben wir im ganzen zwar aus dem europäischen Gebiet eine gute Übersicht über das Bild der damaligen Flora; doch kann man dies leider von den meisten außereuropäischen Gebieten nicht behaupten, von denen wir eben einige nannten. Wir wollen uns daher außer dem oben Gesagten nicht auf zu weitgehende Spekulationen einlassen und nur noch einen Blick auf das europäische Unterkarbon werfen. Vergleicht man französische und deutsche Kulmfloren miteinander, z. B. die von Roannes (s. VAFFIER, Ann. Univ. Lyon 1901) mit der nieder- oder oberschlesischen, so findet man eine sehr weitgehende Übereinstimmung. Geht man zur englischen (schottischen) Unterkarbonflora über, so findet man zwar eine ebenfalls große Konformität, aber gewisse im deutschen und französischen Kulm führende Formen sucht man hier vergebens; wir nennen hier nur *Cardiopteris polymorpha*, statt deren dort gewissermaßen die von NATHORST als *Cardiopteridium* bezeichneten Formen bemerkbar sind. Das gleiche scheint für das Spitzbergener Unterkarbon zu gelten. Die am weitesten nördlich bisher bekannte Unterkarbonflora (81° n. Br.) aus Grönland scheint sich dem Spitzbergener Typus anzuschließen. Andererseits bemerkt man in *Sphenopteris (Calymmotheca) affinis* eine Form, die noch niemals im deutschen Kulm gefunden worden ist.

Es wäre von größtem Interesse, die uns viel mehr interessierende mittelkarbonische Flora aus diesen nordischen Gebieten kennen zu lernen; leider ist davon nichts bekannt, da die entsprechenden Schichten in Spitzbergen marin ausgebildet sind. Wir werden nachher sehen, daß es um die Kenntnis der mittelkarbonischen Flora auch in anderen Gebieten der Erde, insbesondere auf der Südhemisphäre, schlecht bestellt ist.

Ob wir die Lokalfärbungen, die sich bei der alleinigen Betrachtung der unterkarbonischen Flora als zufällige Verschiedenheiten, begründet etwa in der Unvollständigkeit des aufgesammelten Materials oder im Sinne wirklicher floristischer Besonderheiten auffassen dürfen oder sollen, wird uns eine genauere Betrachtung der mittelkarbonischen Floren eher zu beurteilen erlauben.

Wir hatten deren Hauptverbreitungsgebiet (s. die Karte Fig. 326) oben schon z. T. charakterisiert. Es ist das europäische (besonders mitteleuropäische) Gebiet mit seinen großen Kohlenfeldern, dessen Ausstrahlungen bis nach Rußland (Donetzbecken), Kleinasien und Nordafrika verfolgbar sind, dann die gewaltigen Kohlenfelder der Vereinigten Staaten in Nordamerika und schließlich gewisse Kohlenvorkommen mit Pflanzen im ostasiatischen Gebiet. Zwischen diesen Gebieten bestehen jedoch im einzelnen floristisch als auch sonst gewisse Unterschiede, die im allgemeinen zu wenig beachtet zu werden pflegen. Zwischen den nord-

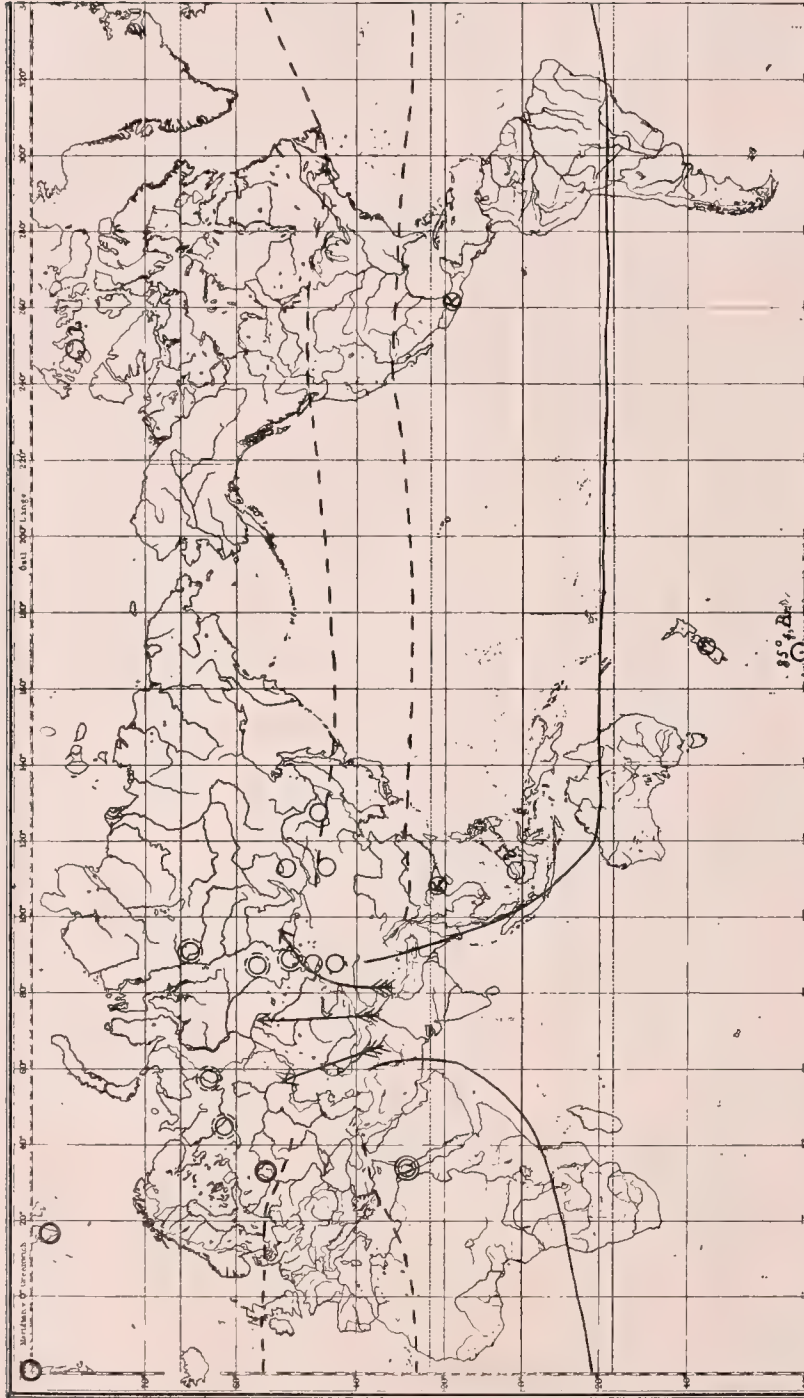


Fig. 326. Geographische Verbreitung der karbonisch-permischen Floren. Zwischen den punktierten Linien: Hauptverbreitung der mittelkarbonischen Flora und des entsprechenden Kohlegürtels (arktorkarbonische Flora). Dicke kleine Kreise nördlich des Gürtels (Grönland [81° n. Br.], Spitzbergen, Moskauer Becken): Wichtige Vorkommen unterkarbonischer Flora. Ausgezogener Doppelkreis (Sinai-Halbinsel): Unterkarbonische Flora; diese auch aus Peru und Argentinien bekannt. Einfacher Kreis mit ?; Zweifelhafte Flora karbonischen Alters der Melville-Insel (Arktis von Nordamerika).

Ausgezogene Linien: Ungefähre Nordgrenze der Gondwanafloren (antarkto-permorkarbonische Flora). Einfacher Kreis mit ? (Borneo): Angeblich auch Gondwanafloren. Kreise mit R darin (Tonkin, Mexiko): Residuen der Gondwanafloren im Lias. Kreis mit M darin (Neu-Seeland): Nur rhätliassische Gondwanatypen bekannt, ältere noch fehlend. Kreis mit + und 85° s. Br.: Gondwanafloren bei 85° s. Br. Pfeile nördl. von Ostindien: Vermutliche Verbreitungsrichtung der Gondwanafloren nach Norden, NO. u. NW. Doppelkreise mit unterbrochenem Außenkreis: Wichtige Fundorte mit einem Gemisch von „arktorkarbonischen“ („europäischen“) Formen und von Gondwanafloren (Nord-Rußland, Untere Tunguska, Kuznezka am Altai, Sudzenka). Einfache Kreise in Mittel- und Ostasien: Andeutungen von Gondwanafloren in diesen Gebieten. Näheres siehe im Text.

amerikanischen und europäischen Vorkommen besteht insofern Übereinstimmung, als die mit Flöz- und Pflanzenführung versehenen Karbonschichten unteres, mittleres und oberes Oberkarbon enthalten, wobei lokale Abänderungen (Flözarmut in gewissen Schichten bestimmter Beckenkomplexe) an dem Gesamtbilde nichts ändern. Die ostasiatischen Karbonflöze scheinen dagegen ausschließlich oder vorwiegend dem obersten Oberkarbon anzugehören. FRECH hat diese Kohlschichten sogar als permisch angesehen, wozu jedoch kein Grund vorliegt, da unbedingt permische Formen wie *Walchia* und *Callipteris* dort noch unbekannt sind; die von FRECH als maßgebend angeführten Fossilien befriedigen nicht, da die eine Art schon in Europa in präpermischen Schichten auftritt (*Callipteridium gigas*, nach meiner Ansicht übrigens eine *Alethopteris*) und *Taeniopteris multinervia* WEISS durchaus nicht allgemein dort verbreitet ist; es ist außerdem fraglich, ob man für ein einzelnes Fossil das zeitlich gleiche Auftreten in einem so entfernten Areal ohne weitere zwingende Gründe annehmen darf, wo doch schon in den mitteleuropäischen Becken selber sich manchmal Abweichungen zeigen<sup>1</sup>). Die begleitende und überwiegende Flora ist im allgemeinen eine den „Ottweiler Schichten“ entsprechende, vielleicht stellenweise etwas ältere (*Neuropteris ovata*). Im einzelnen können wir darauf hier nicht weiter eingehen. Es fehlt uns also, kurz gesagt, dort eine typische Flora des mittleren Oberkarbons.

Andererseits bieten die arktischen Vorkommnisse von Karbonflora das entgegengesetzte Bild, indem hier (außer den oberdevonischen Fundorten) unterkarbonische Floren und Flöze genauer bekannt sind, wie von Spitzbergen und Grönland. Hier fehlt uns also jede Kunde von der jüngeren karbonischen und permischen Flora<sup>2</sup>).

Auch floristisch bieten sich in den genannten Gebieten einige Eigentümlichkeiten, von denen hier nur das schon von WHITE betonte vollständige Fehlen von *Lonchopteris*-Arten im nordamerikanischen Karbon und das Auftreten der dort sehr bemerkenswerten *Megalopteris*-Arten hervorgehoben sei. Die größte Übereinstimmung zwischen der europäischen und nordamerikanischen Karbonflora bietet sich im oberen Teil des mittleren Oberkarbon (Pennsylvanien), wo in Amerika eine Flora auftritt, die der entsprechenden europäischen (Transition der

<sup>1</sup>) Als Beispiele seien hier nur *Callipteridium gigas* angeführt, in Deutschland rotliegend, in Commeny (Frankr.) obere Ottweiler Schichten; *Sphenopteris Bäumlerei* im Ruhrbecken nur im unteren Teil des mittleren Oberkarbon (Magerkohle), in Oberschlesien bis hoch in die *Lonchopteris*-Horizonte; *Lonchopteris rugosa* und *Bricei* im Ruhrbecken nur zwischen Fl. Catharina und Zollverein, weiter westlich (Aachen-Holland) schon etwa 150 m darunter.

<sup>2</sup>) Von den Funden auf der Melville-Insel (1868 HEER) möchte ich hier bei der Unsicherheit dieser Reste absehen.

Engländer, Piesberg-Flora des Ruhrbeckens, Flammkohlenflora von Saarbrücken, entsprechende Schichten im Donetzbecken usw.) sozusagen vollständig gleicht. Es ist dagegen zu sagen, daß in den älteren Schichten der Steinkohlenvorkommen anscheinend die Übereinstimmung vieler Arten bedeutend geringer ist, was wohl erst später genauer aufgeklärt werden wird<sup>1)</sup>. Dies kann auch nicht verwundern, da man gerade in den Schichten des mittleren Oberkarbon in Europa selber öfter recht fühlbare Eigenfärbungen in der Flora bemerkt. Wir erwähnen hier nur das merkwürdige Verhalten der Lonchopteriden, die ihre Hauptverbreitung in den paralischen Becken des varistischen Bogens haben (Fig. 77), ferner die vollständige Lokalisation gewisser Arten der Binnenbecken wie *Palaeoweichselia Defrancei*, *Discopteris Goldenbergi* im Saarbecken; *Noeggerathia* u. a. fast nur in den böhmischen Binnenbecken, eigentümliche Arten in Niederschlesien, Zwickauer Becken usw., das Fehlen sonst charakteristischer Formen in manchen Kohlenbecken. *Lonchopteris* ist in England ein höchst seltener Typ usf. Mit anderen Worten, wenn man erwartet, in den verschiedenen Steinkohlenbecken Mitteleuropas die in den einzelnen jeweils häufigsten führenden Formen (Charakterarten) wiederzufinden, so erlebt man bei genauerem Studium große Enttäuschungen. Das Gesamtbild der Flora bleibt jedoch ein ähnliches und gestattet daher auch Aussagen über das relative Alter der Einzelvorkommen zueinander.

Im ostasiatischen Bezirk haben wir außer den mit dem europäisch nordamerikanischen Vorkommen gemeinsamen Arten in *Lepidodendron oculus felis* und *Gigantopteris*-Arten ganz bestimmte Lokalpflanzen, letztere nach YABE dort bis in die Trias persistierend (Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. II. ser., IV, 2, 1917); *Gigantopteris* ist dann neuerdings auch in den südlichen Vereinigten Staaten N. A. entdeckt worden.

Wenden wir uns nunmehr dem innerasiatischen Gebiet zu (s. Karte Fig. 326). Auf der Karte ist, wie man sieht, dies Gebiet nicht durch ein Durchziehen der Grenzen des europäischen und ostasiatischen Florenbezirks mit diesen beiden vereinigt worden; dies hat einen ganz bestimmten Grund. In diesem Gebiete liegen zwar eine Anzahl Fundstellen von jüngerer und unterkarbonischer Flora, aber die Flora der ersteren, ganz jungkarbonischen und rotliegenden Alters, zeigt außer europäischen Typen wie einzelnen *Callipteris*-, *Cordaïtes*-, *Calamites*-, *Lepidodendron*-Arten Einschläge eines andern Florenelements, der Gondwana-Flora oder *Glossopteris*-Flora, zu deren Betrachtung wir nunmehr übergehen.

Während sich in den europäisch-nordamerikanischen Gebieten eine ähnliche und in den verschiedenen Gebieten konforme Entwicklung von

<sup>1)</sup> Vgl. zu all diesem GOTHAN, Engl. Bot. Jahrb. 52, 1915, S. 221 ff.

der Kulmflora an durch das Produktive Karbon bis zum Rotliegenden nachweisen läßt, ist dies in den als Gondwana-Länder oder *Glossopteris*-Gebiete bezeichneten nicht der Fall. Diese Gebiete enthalten z. T. wie in Argentinien eine Kulmflora von dem Charakter der europäischen<sup>1)</sup>, über die weitere Entwicklung dieser Flora im Karbon sind wir jedoch nicht unterrichtet, da Pflanzen in den betreffenden Schichten, die dem europäischen mittleren Oberkarbon entsprechen, noch nicht gefunden sind. Erst um die Wende der Steinkohlen- und Permzeit stellen sich an vielen Stellen dieser Gebiete reichliche Pflanzenfunde ein, die ein ganz anderes Gesicht tragen, als die entsprechenden Schichten bei uns. Es sind die als Gondwana- oder *Glossopteris*-Flora bezeichneten Pflanzengemeinschaften, charakterisiert durch eine Anzahl von Leitformen, die sich mehr oder weniger zahlreich überall an den betreffenden Orten gefunden haben, deren Gesamtgebiet nach dieser Flora bezeichnet wird. Der Name Gondwanafloa stammt von einer ostindischen Lokalität, der andere von einem fast überall zahlreich vorhandenen Pflanzentypus, der farnartigen *Glossopteris* (S. 103). Als Leit- und Charakterformen dieser Flora sind zu nennen 1. die *Glossopteriden* (*Glossopteris* und *Gangamopteris*) und deren Rhizome (*Vertebraria*), 2. „*Neuropteridium*“ *validum* FEISTMANTEL, ziemlich große, einmal fiederige, in der Blattform an *Cardiopteris* und *Sphenopteridium dissectum* (Fig. 65) erinnernde Wedel, 3. von *Equisetales Schizoneura* (*gondwanensis*) und die *Phyllothea*-Arten, 4. die meist mit Ginkgo-phyten in Verbindung gebrachten *Rhipidopsis*-Arten, sowie einige andere z. T. seltenere Formen wie *Belemnopteris*, *Ottokaria*, *Arberia* u. a.<sup>2)</sup>. Mit am häufigsten findet man die *Glossopteriden*, die, obwohl in ihrer systematischen Stellung noch unklar, zu den charakteristischsten Pflanzenfossilien überhaupt gehören. Als Gebiete, die als mehr oder minder reiche Fundorte dieser Flora zu nennen sind, erwähnen wir: In Afrika: das Gebiet von Südafrika über Katanga nach Portugiesisch und Deutsch-Ostafrika, auch Madagaskar; in Asien, Afghanistan und Vorderindien, dessen reiche Gondwanafloa O. FEISTMANTEL in einem großen Werk bearbeitet hat (die Funde auf Nord-Borneo (TENNYSON-WOODS) sind bisher noch nicht weiter untersucht worden); Australien und Tasmanien; in Südamerika die Funde in Argentinien (Prov. um San Juan herum) und Südbrasilien, die D. WHITE näher bekannt gemacht hat; auch in Uruguay sind Anzeichen dieser Flora vorhanden, ferner in ganz typischer

<sup>1)</sup> Die ostaustralische entsprechende, von FEISTMANTEL beschriebene Flora ist z. T. vielleicht eher oberdevonisch als kulmisch, entspricht aber auch in vielem der von Fundpunkten der Nordhemisphäre; eine neuerdings von SAHNI dort angegebene *Clepsyropsis* ist ebenfalls europäischen Charakters.

<sup>2)</sup> Zu den Gondwanatypen gehören vielleicht auch die problematischen, als *Reinschia australis* bekannten „Algen“, worauf schon S. 28 hingewiesen wurde.

Weise auf den Falklands-Inseln (HALLE); schließlich auf dem antarktischen Kontinent durch die SCOTTsche Expedition (SEWARD, Antarctic fossil plants 1914) in 85° südl. Br., ein überaus wichtiger Fund. In all diesen Gebieten treten als Charakterpflanzen die *Glossopteriden* in den Vordergrund, neben denen an den meisten Stellen auch die anderen genannten Formen zahlreich vorkommen; *Rhipidopsis* aber ist bisher nur aus Ostindien (*Rh. gondwanensis*) und Argentinien (*Rh. ginkgoïdes*) bekannt (über das Vorkommen an der Petschora S. 460). Zuerst tauchen von den *Glossopteriden* die *Gangamopteris*-Arten in Begleitung von *Glossopteris* und der übrigen Flora auf, die z. T. noch weiter in die Trias hinein persistiert zu haben scheint, bis auf *Gangamopteris*, die schon in dem Permokarbon (ältere Schichten) ausstirbt. Die weiteren Begleitpflanzen dieser Flora wollen wir nicht näher behandeln; es sind Koniferen („*Voltzia*“ genannt, aber zweifelhafter Verwandtschaft), Farne verschiedener Art; Typen wie *Arberia* und *Ottokaria* sind in ihrer Verwandtschaft noch unklar. Häufig finden sich wie bei uns im Permokarbon fossile Hölzer. Recht charakteristisch können noch die großen farnartigen Wedel von *Danaeopsis Hughesi* (s. S. 60) der oberen Gondwanaschichten genannt werden sowie das bereits genannte „*Neuropteridium*“ *validum* der älteren Gondwana-Flora.

Höchst interessant ist nun, daß an einer Anzahl von Stellen diese *Glossopteris*-Flora nicht „rein“ entwickelt ist, daß sich vielmehr in ihr Floreneinschläge einstellen, die sich als „europäisch-nordamerikanische“ Formen erweisen und zugleich die wichtigsten Unterlagen für die Altersbestimmung der ganzen *Glossopteris*-Flora hergeben. In gewissen Gebieten fehlen solche Einschläge vollständig, wie in Australien, Ostindien<sup>1)</sup>, Ostafrika<sup>2)</sup>, Falklandsinseln, Argentinien; dort haben wir also, soweit bisher bekannt, eine reine Gondwana-Flora. Aus Südbrasilien machte ZEILLER (Bull. Soc. Géol. France III, Bd. 23, 1895) Vorkommnisse von *Lepidodendron*, *Lepidophloios* bekannt; *Psaronius brasiliensis* war schon BRONGNIART bekannt, und D. WHITE, der die Flora von Sta. Catharina genau bearbeitet hat, fügte Sigillarien von Subsigillarientypus hinzu, die meist mit *Sigillaria Brardi* identifiziert werden, was aber nach unserer Äußerung S. 216 mit Vorsicht aufzunehmen ist. Solche Subsigillarien sind auch in Südafrika bekannt, gleichfalls inmitten einer echten *Glossopteris*-Flora, von wo auch ein allerdings nicht ganz

<sup>1)</sup> Das hier häufige und neuerdings auch in Australien gefundene *Sphenophyllum speciosum* ROYLE sp. kann, da eine bei uns fremde Form, wohl nicht ohne weiteres als Form unserer Permokarbonflora in Anspruch genommen werden.

<sup>2)</sup> Die von ZEILLER angegebene Flora vom Tetebecken am Zambesi, eine Flora rein europäischen Charakters, ohne jede Spur von Gondwanaelementen, kann wohl kaum noch aufrecht erhalten werden, sondern beruht auf Fundortsverwechslung (GOTHAN, Branca-Festschr. 1914, S. 11).



sicheres *Sphenophyllum* angegeben wird. Diese Funde im Zusammenhang mit der älteren *Glossopteris*-Flora zeigen, daß diese selber, wie wir vorne sagten, mit dem Ende der Steinkohlenformation in ihren Gebieten aufgetreten sein muß.

Eine weitere genauere Fixierung ihres Alters erfahren wir nun bei Betrachtung des Gebiets von Innerasien, dem sich das noch nicht behandelte nördl. europäische Rußland anschließt. Wir kennen aus den permischen Ablagerungen des Uralgebiets, ferner aus Fundpunkten an der Dwina und Petschora eine Flora, die schon durch das Auftreten von *Callipteris*-Arten, mögen diese auch im einzelnen von unseren *Callipteris*-Arten abweichen, von Sphenophyllen vom Charakter des *Sph. Thoni* und in ihrer sonstigen Zusammensetzung durchaus den Charakter der europäischen verrät. Das gleiche gilt von sibirischen Fundorten, wo bei Kuznezsk (Altaï) z. B. *Callipteris*, Annularien usw. bekannt sind. Daneben aber stellen sich in diesem Gebiete, bald zahlreicher, bald mehr zurücktretend, Angehörige der Gondwanafloren ein. Am überraschendsten und für die damaligen Auffassungen vollkommen isoliert, war die Auffindung von *Glossopteris*, *Gangamopteris*, *Noeggerathiopsis* an der Dwina durch AMALITZKY (1901), zusammen mit einer Permokarbonflora rein europäischen Charakters (*Callipteris*, *Lepidodendron*). ZEILLER hat diesen Fund, weil vollständig aus dem Rahmen der damaligen Anschauungen über die Verbreitung der *Glossopteris*-Flora herausfallend, zuerst angezweifelt, sich aber später von der Richtigkeit der Angaben AMALITZKYs überzeugt. In den dortigen Permschichten kommen ja auch Saurier vom Charakter der südafrikanischen Karroo-Fauna vor. Leider ist näheres über die Dwina-Flora immer noch nicht publiziert worden. Diese Dwina-Permokarbonflora ist jedenfalls das auffälligste Mischvorkommen von Gondwana- und europäischer Permokarbonflora.

Was die innerasiatischen, sibirischen Gebiete anlangt, so hatten wir hier schon das seit TSCHIHATSCHEFFS Reisen bekannte Vorkommen von Kuznezsk erwähnt; neben europäischen Formen kommen Phyllotheken und *Noeggerathiopsis* vor. SCHMALHAUSEN hatte dieses und z. B. das Vorkommen an der unteren Tunguska, einem Nebenfluß der Jennesseï, irrtümlich für jurassisch erklärt; ZEILLER hat die Altersfrage bereits richtig gestellt. An der Tunguska sind die Verhältnisse ähnlich wie bei Kuznezsk, sonst sind noch zu erwähnen das Sudzenka-Becken bei Tomsk, ebenfalls mit *Noeggerathiopsis* und *Phyllothea* (ZALESSKY). KRASSER hat Phyllotheken und z. T. *Noeggerathiopsis* aus West-Transbaikalien, der Ost-Mongolei und Mandschurei angegeben und *Danaeopsis Hughesi* aus China (Schensi). ZALESSKY hat sogar von der Sudzenka eine *Gangamopteris cardiopteroïdes* angeführt, doch dürfte diese Zuweisung noch nicht sicher sein. Überhaupt haben wir außer

in der Dwina-Flora die merkwürdige Erscheinung, daß die Glossopteriden in diesen Gebieten bisher außerordentlich zurücktreten; man wird aber wohl eines Tages auch diese in Innerasien zutage fördern.

Wir können nach dem Vorgesagten annehmen, daß die Einwanderung der Gondwana-Elemente von Süden her (s. die Karte) erfolgt ist und daß sie sich strahlenförmig über das innerasiatische Gebiet bis nach Rußland ausgebreitet haben. Ja, fast scheinen einige der wenigen von HEER auf Nowaja-Semlja bekannt gemachten Reste an *Noeggerathiopsis* zu erinnern und bei der relativen Nähe der Vorkommnisse an der Dwina und Petschora (hier auch *Rhipidopsis ginkgoides*) wäre ein weiter nördliches Vorstoßen im Rahmen der von uns angenommenen Wanderungsrichtung durchaus verständlich.

In Ostasien drangen die Gondwanaelemente bis in das Gebiet der ostasiatischen Permokarbonflora vom europäischen Typus vor (Mandschurei), von wo ZALESSKY eine Flora vom Typus der Ottweiler Schichten bekannt gemacht hat; das Hauptgebiet der europäisch-amerikanischen Karbonflora (s. Karte) haben sie dort vielleicht auch berührt.

Eine merkwürdige Erscheinung ging in vielen Gebieten mit dem Auftreten der Gondwanaflora einher: die permische, vielleicht richtiger permokarbonische Vereisung. Die Grundmoränen der Gletscher dieser Periode sind in Ostindien, Australien und auf den Falklandsinseln eindeutig nachgewiesen, während man in der Deutung entsprechender Konglomerate in Südamerika noch nicht sicher zu sein scheint. Es ist außerordentlich bedauerlich, daß wir über die karbonische Flora dieser Gebiete vor der Vereisung (abgesehen von einigen Fundorten mit unterkarbonischer Flora, wovon vorn die Rede war) nicht unterrichtet sind und also einen dadurch hervorgerufenen Florenwandel nicht zu beobachten vermögen. Die Angabe einer älteren etwa unterkarbonischen *Glossopteris* aus Australien ist unsicher, erst mit oder nach der Vereisung taucht die Gondwanaflora in ihren Heimatsgebieten auf. In welcher Weise die ökologischen Verhältnisse dieser Flora vorzustellen sind, davon wird später die Rede sein.

Betrachten wir nun vom pflanzengeographischen Standpunkt die Florentwicklung am Ende des Karbons, so haben wir hier auf der Nordhemisphäre einen Gürtel einer im ganzen einheitlichen karbonischen Flora; die genaue Vergleichung der Einzelfloren dieser karbonschen Flora an mehreren Mängeln. Während man für die Kohlenflora der Vereinigten Staaten und Mitteleuropas sagen kann, daß ihre Zusammensetzung und Entwicklung eine gleichförmige, konforme war, lassen uns die weiter nördlich gelegenen Fundorte (Spitzbergen und Grönland) insofern im Stich, als hier nur unterkarbonische Floren bekannt sind; in Mittel- und Ostasien haben wir Anzeichen von unterkarbonischen und permokarbonischen Floren, während eigentlich mittelkarbonische

Elemente noch recht spärlich sind, also ähnlich wie bei der Gondwanaflo-  
ra. Die sibirische und ostasiatische Flora zeigt also außer spärlichen  
Spuren einer unterkarbonisch(-oberdevonischen) Flora Kohlen- und  
Pflanzenlagerstätten von permokarbonischem Alter, so daß hier ein  
Hiatus besteht, auf den noch kürzlich YABE für Schantung (Journ. Geol.  
Soc. Tokyo 1916) aufmerksam gemacht hat. Es dürfte jedoch bei den  
sich verhältnismäßig weiter nördlich erstreckenden mittelkarbonischen  
Floren Schottlands (55° n. Br.) und bei der generellen Übereinstimmung  
der schottischen und arktischen Unterkarbonflora auch für die Arktis  
eine der unsrigen prinzipiell ähnliche mittelkarbonische Flora anzunehmen  
sein, wenn irgendwo dort dafür Raum vorhanden gewesen ist, und auch  
für das mittelasiatische Gebiet, worauf z. B. einige von KRASSER 1900  
bekannt gemachte Funde deuten (*Lepidodendron Haidingeri* und andere  
*Lepidodendren*)<sup>1)</sup>. Hiernach gewinnt die Annahme eines zirkumpolaren  
Ursprungs für die karbonische Flora des nördlichen Typus große Wahr-  
scheinlichkeit. Bei ihrem Vordringen nach Süden, dem auch die alte  
Thetys, das alte Mittelmeer, nicht Halt gebot<sup>2)</sup>, gelangten sie an  
einigen Punkten bis in die Gebiete der Gondwanaflo-  
ra, wovon oben die Rede war.

Die Anschauung eines zirkumpolaren Ursprungs, die schon öfter  
von verschiedenen Autoren und für verschiedene Floren ausgesprochen  
wurde, würde an Wahrscheinlichkeit für unsere Karbonfloren noch be-  
trächtlich gewinnen, wenn sich eine analoge Entwicklung für die Gond-  
wanaflo-  
ra ebenfalls begründen ließe. Diese ist schon früher ebenfalls  
von anderen Autoren ausgesprochen worden und ist in der Tat nach  
dem jetzigen Gesamtbilde der Verbreitung dieser Flora noch näher-  
liegend als für die nordkarbonische Flora, wie ein Blick auf die Karte  
zeigt. Die Annahme einer nennenswerten Polverschiebung, wie sie z. B.  
KOKEN (Neues Jahrb. f. Min. Festb. 1907) noch machte, wird hierbei  
in Übereinstimmung mit SEWARD und anderen außer acht gelassen, um  
so mehr, da jedenfalls gerade die Entwicklung und Ausbreitung der  
karbonisch-permischen Floren dagegen spricht und Polverschiebungs-  
hypothesen das Verständnis nur erschweren würden. In jedem Falle  
erscheinen sie im Rahmen der neueren Entdeckungen unnötig und über-  
flüssig. Daß die *Glossopteris*-Flora wie die des „nördlichen Typus“ eine  
zirkumpolare Anordnung zeigt, läßt sich trotz der mangelhaften Land-  
entwicklung auf der Südhemisphäre in keiner Weise verkennen. Die neuen

---

<sup>1)</sup> Auch einige der von SCHENK (in RICHTHOFEN, China, Bd. IV) angegebenen  
Formen sehen etwas mittelkarbonisch aus.

<sup>2)</sup> Die Funde im südl. Oran bei 29° n. Br. liegen nach allgemeiner Annahme  
bereits auf dem Südufer der Thetys; die Funde am Sinai-Gebirge scheinen unterkarbo-  
nisch zu sein und bleiben daher besser aus dem Spiel, da auch aus Peru-Argentinien  
ähnliche bekannt sind.

Funde der Gondwanaflorea in 85° südlicher Breite durch die SCOTTsche Südpolarexpedition (vgl. zu allem diesem besonders A. C. SEWARD, *Antarctic fossil plants* 1914) sind gewissermaßen der Schlußstein für die Annahme der polnahen Entstehung der Gondwanaflorea, deren zirkumpolare Verbreitung dadurch ins richtige Licht gerückt wird und aus dem Stadium der Hypothese heraustritt. Sie hat sich dann auf dem durch die Karte angedeuteten Wege weit nordwärts verbreitet und umgekehrt wie die nördliche ihrerseits Vorstöße in das Gebiet der nördlichen Permokarbonflora gemacht.

Wir finden demgemäß hier bereits allem Anscheine nach ein ähnliches Verhältnis wie bei der späteren Tertiärflorea, deren zirkumpolar verbreitete Formen ENGLER als arktotertiäre Elemente bezeichnet hat. Man könnte so die nördliche Karbonflora passend als arktokarbonische und die Gondwanaflorea richtiger als antarktopermokarbonische bezeichnen, was jedenfalls treffender und pflanzengeographisch richtiger ist als andere Namen; einen allgemein angenommenen gibt es überhaupt noch nicht dafür und man behilft sich mit Ausdrücken, wie wir sie oben gebraucht haben.

Wir haben also gegen Ende des Karbons auf der Erde zwei große Florenprovinzen zu unterscheiden, deren Existenz sich auch noch weiterhin fühlbar macht. Wie die Entwicklung unserer arktokarbonischen Florea weiter sich vollzieht, ist schon S. 432 besprochen worden; für die antarktopermokarbonische müssen wir noch das Nötige hinzufügen. Besonders in Ostindien, aber auch in Australien und Südafrika kann man beobachten, wie die älteren Gondwana-Typen sukzessive aussterben und spärlicher werden; schließlich sind in der mit unserem Rhät verglichenen Panchet-Stufe Ostindiens (Stormberg-Schichten Südafrikas) bis auf einige Residua (in Ostindien *Schizoneura*, *Glossopteris indica*) die älteren Formen fast verschwunden und haben einigen anderen Formen Platz gemacht, wie den „*Danaeopsis*“ *Hughesi* u. Verw., den *Dicroidium* („*Thinnfeldia*“)-Arten, auch *Stenopteris elongata* CARR. Nach meiner Meinung können diese Pflanzenformen als charakteristisch für die rhätische Florea der ehemaligen Gondwanagebiete gelten, und bei dieser Auffassung fällt auch Neuseeland, von dem man keine ältere *Glossopteris*-Florea kennt, in das Gebiet der antarktokarbonischen Florea, wie es auch der Lage nach anzunehmen ist, entgegen der Auffassung ARBERS, der die als *Linguifolium* bezeichneten, sehr *Glossopteris*-ähnlichen, aber der Maschenaderung entbehrenden Blätter weit von *Glossopteris* entfernt, wogegen auch SEWARD Einspruch erhoben hat. Die *Dicroidium*-Formen der rhätischen Florea Neuseelands beweisen für mich die Zugehörigkeit Neuseelands zum antarktokarbonischen Florenggebiet auch ohnedies (s. ARBER, *Proc. Roy. Soc. B.* 86, 1913, S. 344); es ist daher auch ein Mangel der ARBERSchen *Glossopteris*-Florea-Monographie (1905), daß die

rhätischen liassischen Folgefloren der Gondwanafloren unberücksichtigt geblieben sind.

Gleichzeitig beginnen sich die ehemals so beträchtlichen Gegensätze der älteren arktokarbonischen und antarktopermokarbonischen Flora zu verwischen; Dies zeigt sich z. B. in dem Eindringen von Matoniaceen und Dipteridinen (wie in Australien, Argentinien) und von Ginkgo-phyten, von denen z. B. *Baiera*-Arten in Australien und Südafrika wohlbekannt sind, während sie in Ostindien kaum zu finden sind. Hierüber und über die sonstigen Besonderheiten in der Verbreitung dieser Formen ist S. 48 und S. 302 schon weiteres gesagt worden. Dieses Vorkommen von Rhät-Juraformen gibt zugleich wieder einen sehr wertvollen Anhalt für das genauere Alter dieser jüngsten Gondwana-Schichten.

Die letzten Residua der Gondwanafloren hat man im südöstlichen Asien (Tonkin; *Glossopteris indica* u. a., *Noeggerathiopsis Hislopi*) und (dieselben Pflanzen etwa) in Mexiko gefunden (s. Karte), merkwürdigerweise in Gebieten, in denen ältere Gondwanafloren nicht bekannt ist. Sie befinden sich inmitten einer reichen Flora von rein liassischem Charakter, und wir hatten schon u. a. S. 448 über sie gesprochen.

Die ehemaligen Gegensätze scheinen sich im Laufe der mittleren Jurazeit in weitgehendem Maße ausgeglichen zu haben. In keiner geologischen Periode haben wir, soweit ausgedehntere Kenntnis fossiler Floren von verschiedenen Fundpunkten vorhanden ist, eine gleichförmigere Flora auf der Erde gehabt als zu dieser Zeit. Die entsprechenden Floren von Grönland (70° n. Br.), Yorkshire, Nordamerika, Sibirien, Japan und andererseits die der Antarktis von Grahamland (64° s. Br.) zeigen bis auf einige Punkte (s. S. 48 u. 302) eine verblüffende, oft bis in die Arten hinein gleichförmige Zusammensetzung, jedenfalls in ihren allgemeinen Zügen, so daß die von HALLE 1913 beschriebene Juraflora von Grahamland allein nach ihrer Zusammensetzung auch von Yorkshire stammen könnte, wenn man es etwas übertrieben ausdrücken will; sie enthält aber ebensogut auch Berührungspunkte mit der jüngsten (Lias-)Flora der Gondwanagebiete. Es ist außerordentlich schwierig, eine so allgemeine Verbreitung eines und desselben Florenelements zu verstehen (was übrigens schon für die liassische Flora gilt), wo Floren in den jetzigen kalten und nördlich gemäßigten Zonen mit solchen aus den jetzigen Tropen und wiederum der Antarktis ähnliche Vegetationsbedingungen und also auch wohl ähnliche klimatische Verhältnisse gehabt haben müßten.

Auch in der untersten Kreide, dem Weald-Neokom, zeigen Funde an weit entfernt liegenden Orten eine bemerkenswerte Uniformität, wie die Betrachtung der europäischen, japanischen, nordamerikanischen und südamerikanischen (Peru) und südafrikanischen Funde lehrt, doch ist hier das Material nicht so reichlich wie bei der mitteljurassischen Flora.

Um diese Zeit beginnt sich anscheinend auf der Nordhemisphäre, vom hohen Norden an (Spitzbergen, Grönland) bis in die jetzigen gemäßigten Zonen (England, Belgien) die Koniferenfamilie der Abietineen schon häufig zu zeigen und rasch zu entwickeln, und Ähnliches scheint für die Gruppe der Taxodien zu gelten. Es scheint fast, daß diese beiden Koniferenfamilien trotz einiger weniger, von verschiedenen Autoren herrührenden Angaben nicht auf der Südhemisphäre vorgekommen sind, was bei einem arktisch-zirkumpolaren Ursprung auch verständlich wäre.

Die späteren angiospermenführenden Kreideschichten machen durch die Unklarheit vieler Formen pflanzengeographische Probleme schwieriger zu durchschauen; um so besser ist dies wieder in der Tertiärflora möglich, über die in dieser Beziehung auch schon S. 442 etwas gesagt wurde. Wir wollen uns hier mit einigen generellen Bemerkungen begnügen, da Einzelheiten in dem Kap. S. 344 ff. geboten sind.

Die Palmen, schon in der Kreide an einer Reihe von Fundorten nachgewiesen, waren noch im Eozän und Oligozän häufiger und charakteristisch und im Miozän schon spärlich und im Pliozän jedenfalls nur noch südlich der Alpen vorhanden<sup>1)</sup>. Das, was uns die Tertiärflora unserer Gegend von der heutigen so abweichend erscheinen läßt, ist die Anwesenheit zahlreicher heute bei uns ausgestorbener Formen, die in sehr nahestehenden Verwandten heute noch in (Ost-)Asien, den Mittelmeerländern, den pontischen Gebieten (Schwarzes Meer, Kaukasus) und dem nordamerikanischen Florenegebiet fortexistieren. Jede Tertiärflora unseres Gebietes bietet den Beweis dafür. Von nordamerikanischen Formen nennen wir nur die Taxodien und Sequoien, *Pseudotsuga*, *Catalpa*, *Liriodendron*; einzelne Arten aus allen möglichen Familien wie *Populus*, *Betula*, *Acer* usw. zeigen dasselbe Bild. An mediterranen Arten sind *Callitris*, Lauraceen, *Cedrus*, *Pistacia*, *Liquidambar* (eine Art in Nordamerika), *Celtis*, *Ostrya* u. a. zu nennen. An ostasiatische erinnern *Glyptostrobus*, *Sciadopitys*, *Ginkgo*, *Cephalotaxus*, *Koelreuteria* und viele Einzelarten verschiedener Gattungen. Die pontische Flora ist mit *Zelkova* und *Pterocarya* vertreten (denen man noch *Rhododendron ponticum* im Interglazial von Innsbruck und Oberitalien als offenbare Tertiärrelikte anfügen kann). Andere Formen weisen auf mehrere dieser Verbreitungsgebiete zugleich hin, wie *Torreya* (Nordamerika und Ostasien), *Pseudotsuga* (Nordamerika und Japan), Magnolien usw.

Das gilt prinzipiell auch für die nordischen Tertiärfloren. Wir erhalten so im Tertiär eine zirkumpolare Verbreitung für viele Formen und Familien, die heute durch weite Areale getrennt erscheinen, und ENGLER hat dieses Florenelement als arktotertiäres Element bezeichnet.

<sup>1)</sup> Im Miozän der Lausitz (Zschipkau) und Pliozän von Frankfurt a. M. hat man schon Frostbeschädigungen an fossilen Blättern feststellen können.

Während es in Europa durch das Dazwischentreten der Eiszeit ausgestorben ist (bis auf einige Residua in Südeuropa), lebt es noch heute in Nordamerika und Ostasien in größerem Maßstabe fort, so daß wir dort noch heute gewissermaßen eine Tertiärflora blühen sehen. Außer den genannten spielten auch noch, in der älteren Tertiärflora wenigstens, subtropische und tropische Formen eine Rolle, von denen *Porana oeningensis* z. B. noch im Obermiozän am Bodensee vorkam.

Das Aussterben der uns heute fremden Tertiärformen in unserer Flora erfolgte sehr allmählich, wie schon der Vergleich der Miozän- mit der Pliozänflora lehrt, wo noch das arktotertiäre Element eine beträchtliche Rolle spielt. Aber noch während der Eiszeit haben sich eine Anzahl solcher Pflanzen als Relikte nachweisen lassen, die erst neuen Vorstößen der Eisdecke zum Opfer fielen. Von solchen nennen wir *Thuja occidentalis-thuringiaca* SCHLECHT., *Picea omoricoïdes* WEBER (präglazial), *Dulichium spathaceum*, *Euryale europaea*, *Brasenia purpurea*. Im übrigen verweisen wir auf den Abschnitt von Dr. STOLLER über die Diluvialflora (S. 415) und auch auf das S. 446 ff. über „Relikte“ Gesagte.

Wie wir bei uns im jüngeren Tertiär ein Abwandern der wärmebedürftigen Elemente nach Süden bemerken, so ist es auch in andern Ländern in ähnlichen Breiten gewesen, wie in Japan und Nordamerika. Nur haben wegen der andersgearteten Erstreckung der Gebirgsketten in Nordamerika die ursprünglich dort verdrängten Formen später nach der Eiszeit beim Wiedereintritt günstigerer klimatischer Bedingungen wieder zuwandern können, was bei uns nicht möglich war, wegen der Querlage der Gebirge und des fast vollständigen Aussterbens des nordamerikanisch-ostasiatischen Elements bei uns.

Auf der Südhemisphäre liegen die Verhältnisse analog. Im Tertiär kamen noch an der Magelhaensstraße (Punta-Arenas) und sogar auf der Seymour-Insel (64° s. Br.) subtropische Formen aus der jetzigen südamerikanischen Verwandtschaft vor (DUSÉN, Tertiäre Flora der Magelhaensländ. 1899; Tertiäre Flora der Seymour-Insel 1908), darunter mehrere Araucarien, *Nothofagus*-, *Drimys*-Arten. Die mit der Eiszeit eintretende Klimaverschlechterung drängte diese Flora weit nach Norden ab. Noch im Präglazial waren z. B. die Falklandsinseln offenbar reich bewaldet, u. a. mit Koniferen südamerikanischer Verwandtschaft, während sie jetzt waldlos sind. Das gleiche etwa gilt für die Kerguelen-Inseln, wo — anscheinend tertiären Alters — Koniferenstämme gefunden wurden, z. T. zweifellos von Araucarien herrührend. Man findet jedenfalls also auch im Tertiär die Flora der Süd- und Nordhemisphäre in ähnlicher Weise differenziert wie heute; prinzipielle Änderungen haben nicht mehr stattgefunden, sondern wesentlich nur Verschiebungen wärmeliebender Formen in höhere Breiten, bezw. wo

wie bei uns dies z. T. nicht möglich war, ihre Ausrottung über gewisse Areale.

In den Tropen hat man ebenfalls Tertiärpflanzen mehrfach gefunden, wie in Peru, Bolivien, Java, Borneo usw. Es hat sich hier, wie auch die neueren Arbeiten von BERRY beweisen, meist gezeigt, daß die betreffenden fossilen Floren mit jetzigen benachbarten desselben Gebiets in ziemlich enger Fühlung stehen, daß also in den Tropen wohl keine besonderen Veränderungen im Pflanzenkleide seit dem Tertiär eingetreten sind. Man muß allerdings berücksichtigen, daß in Südamerika die Anden erst jungtertiären Alters sind, so daß z. B. Peru mit jetzt trockenem Klima damals tropische Regenwaldflora beherbergen konnte, da die Anden noch nicht als Regenfänger wirkten (vgl. BERRY, Proc. U. St. Nat. Mus. 55, 1919, S. 279ff.). Solche Veränderungen lokaler Natur sind natürlich sicher noch an anderen Stellen zu berücksichtigen. Man kann umgekehrt bei Funden in den Tropen bei der Bestimmung der tertiären Pflanzenfossilien zunächst von der Annahme ausgehen, Verwandte von der benachbarten jetzigen Flora vor sich zu haben, während man bei Funden in niederen Breiten die jetzigen Verwandten meist in höheren Breiten suchen muß.

### b) Ökologisches über die früheren Floren

Die erste Flora, die uns durch reichliches Material und durch die gute Kenntnis der inneren Struktur vieler ihrer Angehörigen zur Betrachtung ihrer möglichen Vegetationsbedingungen besonders anlockt und die schon in dieser Hinsicht viele Forscher beschäftigt hat, ist die karbonische. Über die Gewächse der früheren Perioden Genaueres auszusagen, erscheint schon viel schwieriger und läßt sich vielleicht ohne Betrachtung der Verhältnisse der reichen karbonischen Flora gar nicht ausführen. Wir brauchen natürlich nicht daran zu zweifeln, daß die kambrischen und silurischen Kalkalgen Meeresbewohner waren, und können auch annehmen, daß sie wie heutige Riffbildner sich in ziemlich warmen Klimaten an flachen Küsten befunden haben. Aber über diesen Analogieschluß nach den heutigen Analoga hinaus in der heutigen Meeresflora ist kaum etwas Weiteres zu sagen.

Viel schwieriger ist es schon, über die Vegetationsverhältnisse der ältesten devonischen Landpflanzen Genaueres auszusagen. Nur selten hat man das Glück, wie KIDSTON und LANG ihre Psilophyten, die Pflanzen noch in autochthonem Vorkommen und dazu mit erhaltener Struktur zu treffen. Hier konnten die Autoren sich dahin aussprechen, daß diese Pflanzen in geselligem Vorkommen auf feuchtem Untergrunde gewachsen sein dürften, der öfters Überschwemmungen ausgesetzt war. Auch über die ursprünglich als Sporangien, von DON und HICKLING



neuerdings wieder als Algen angesprochenen *Problematica* des älteren schottischen Old-Red, *Parca decipiens*, konnten die Autoren Vermutungen aussprechen, wonach *Parca* auf feuchtem Boden oder dem Seegrund angeheftet vegetierten (Quart. Journ. Geol. Soc. 1917, S. 647). Die übrigen Gewächse des Devons sind viel schwieriger zu beurteilen. Wir sahen bereits S. 443, daß baumförmige Gewächse damals offenbar noch sehr spärlich vorhanden waren, und viele von den krautigen machen den Eindruck, als ob sie allein wegen ihrer z. T. dünnen oder wenig massiven Stengel nicht haben aufrecht stehen können, so daß sie entweder als niederliegende oder als z. T. im Wasser wachsende Gewächse aufzufassen wären, wie NATHORST dies z. B. für *Hyenia* (S. 428) selbst als möglich hingestellt hat. Andere waren kräftig genug, um bei ihrer ja nicht besonderen Größe recht wohl aufrecht zu wachsen. Ob wir in ihnen wesentlich Feuchtigkeit liebende Gewächse zu sehen haben oder ob etwa auch solche darunter sind, die trockene Standorte bewohnten, ist schwer zu sagen. Nach der spärlichen Beblätterung mancher, z. B. der Psilophyten, dieses anzunehmen, wäre falsch, wie die ganz blattlosen *Rhynia*- und *Hornea*-Arten des Unterdevon lehren, für die KIDSTON und LANG das Gegenteil annehmen mußten. Wir wollen uns auf Spekulationen über die Ökologie der Devonflora nicht weiter einlassen und der uns vor allen Dingen interessierenden Karbonflora zuwenden.

Was uns von der Steinkohlenflora überliefert ist, ist — von verschwindenden Ausnahmen abgesehen — sicher eine Flachlandsflora gewesen. Von der Flora der höheren Gebirge der damaligen Zeit haben wir keine Kenntnis — soviel wir wissen —, höchstens kommen dafür einige Holzreste in Betracht, die ja einen stärkeren Transport aushalten und so in die weiter entfernt liegenden Flachländer hineingeraten konnten. Sehen wir uns zunächst an dem Beispiel der europäischen Steinkohlenvorkommnisse genauer an, wie die wichtigsten derselben verbreitet waren. Das Karbon war, wie bekannt, eine Zeit außerordentlich starker Gebirgsbildung, die die von SÜSS als armorikanisches und varistisches Gebirgssystem benannten Gebirge aufwölbte (vergl. Fig. 77, S. 83). Die Lage der Kohlenbecken steht mit diesen Gebirgssystemen, wie auch die Karte zeigt, in engem Zusammenhang. Die großen mitteleuropäischen Vorkommen, das oberschlesische Becken, das Ruhrbecken und seine Fortsetzung nach Westen (Aachen, Holländisch-Limburg, die belgischen, nordfranzösischen, die englisch-schottischen und irischen Vorkommnisse lagen etwa an der Nordabdachung dieser Gebirgszüge; weiter im Norden haben wir uns ein karbonisches Meer flutend vorzustellen, worauf die marine Ausbildung des Karbons auf Spitzbergen und in Rußland deutet. Hier finden wir im Süden am Schwarzen Meer das Donetzbecken, das bedeutendste russische oberkarbonische Steinkohlenebiet. Die ebengenannten Becken oder ihre

überwiegende Zahl zeichnen sich durch gelegentliche, oft in bestimmten Horizonten viele Meilen weit verfolgbare marine Einlagerungen aus, die bezeugen, daß das Meer bald seltener, bald häufiger Zutritt zu diesen Gebieten erhielt. Solche marinen Zwischenschichten sind im Donetzbecken außerordentlich zahlreich bekannt; bei uns in Oberschlesien nur im unteren Teil des Oberkarbons („Ostrauer Schichten“, Randgruppe), im Ruhrbecken in der Magerkohle und über Fl. Catharina und noch höher in der Gasflammkohle; in den weiter westlich gelegenen Becken sind die Verhältnisse im ganzen denen des Ruhrbeckens ähnlich. Man kann hiernach annehmen, daß im allgemeinen die Kohlenbildung in nicht bedeutend über dem Meeresniveau liegenden Landkomplexen vor sich ging, während sich im Hintergrund die Gebirgszüge befanden. Wahrscheinlich haben diese als Regenfänger gewirkt, so daß wir schon aus diesem Grunde für die Steinkohlenegebiete ein feuchtes, ozeanisches, niederschlagsreiches Klima annehmen können<sup>1)</sup>.

NAUMANN hat diese Art der Kohlenbecken als paralische Becken bezeichnet. Im Gegensatz dazu stehen die limnischen oder Binnenbecken, von denen auf dem Kärtchen (S. 83) das Saarrevier, das Zwickauer, Niederschlesische und die böhmischen Binnenbecken vermerkt sind. Alle diese führen keinerlei marine Zwischenschichten, und ihnen schließen sich noch die kleineren oder größeren Einzelvorkommnisse des französischen Zentralplateaus (Loire-Becken, Gard-Becken, Comentry, Décazeville usw.) an, meist sehr jungkarbonischen Alters, sowie das kleinasiatische Eregli-Becken mit sehr vollständig entwickeltem Karbon. Für die mitteleuropäischen Binnenbecken sieht man deutlich, daß sie bereits innerhalb der karbonischen Faltungszone lagen, und dies erklärt wohl das Fehlen von marinen Zwischenschichten zur Genüge. Wir hatten S. 455 darauf hingewiesen, daß sich in der Pflanzenverteilung in beiden Beckenkategorien öfter bemerkenswerte Unterschiede zeigen; von einem größeren Unterschied in den allgemeinen Vegetationsbedingungen kann jedoch bei der generellen Übereinstimmung der Pflanzenwelt nicht die Rede sein.

Die Steinkohlenflachlandflora gilt allgemein als eine Sumpfflora, die an feuchten und wasserreichen Boden geknüpft war. Die Luftfeuchtigkeit bot ihr die Möglichkeit eines üppigen Wachstums, einer wahrhaften Massenproduktion von Pflanzenstoffen, so daß sich unter sonst geeigneten Bedingungen die große Anzahl mächtiger Kohlenflöze anhäufen konnte. Betrachten wir zunächst die Gründe, die uns die Steinkohlenflora als eine Sumpfflora erscheinen lassen. Für denjenigen, der auf dem Boden der Torftheorie, der autochthonen Entstehung der

<sup>1)</sup> Die Probleme der Kohlenbildung können wir hier nicht näher berühren und verweisen für näheres überhaupt auf POTONIÉ'S Entstehung der Steinkohle (6. Aufl. im Druck), die Schriften STEVENSON'S u. a. m.

gewaltigen ehemaligen Humuslagerstätten des Karbons, steht, ergibt sich die Forderung von selbst, daß die Steinkohलगewächse Moorgewächse gewesen sein müssen, also auf nassem, feuchtem Boden wuchsen. Wir müssen aber zur Erhärtung dieser Anschauung auch die dafür von den Pflanzen selbst gebotenen Daten heranziehen (vgl. z. B. POTONIÉ, Entstehung der Steinkohle, 5. Aufl., S. 152), um so mehr, als eine Anzahl von karbonischen Gewächsen eher xerophile als hygrophile Charaktere zu zeigen scheint, also auf trockenere Standorte weisen könnte. Die Wurzeln mancher karbonischen Gewächse, wie die „Appendices“ der Stigmarien, die Calamitenwurzeln zeigen ein außerordentlich lakunöses Gewebe, eine Eigentümlichkeit, die für Wasserpflanzen sehr charakteristisch ist. Die Rhizome der karbonischen Bäume, die Stigmarien bei den Lepidodendren und Sigillarien, die Rhizome der Cordaiten zeigen eine ausgesprochene Horizontalausbreitung; dies ist ebenfalls eine Eigentümlichkeit besonders bei in feuchtem, schlammigem Boden wachsenden Pflanzen. Während in trockenen Böden die Pflanzen ihre Wurzeln tief nach unten senden müssen, um die Bodenfeuchtigkeit zu erreichen oder auszunutzen, ist dies bei Sumpfpflanzen nicht nötig, da ihnen Wasser schon an der Bodenoberfläche genügend zur Verfügung steht. Außerdem würden sie in tieferen Schichten des schlammigen Bodens durch Sauerstoffmangel ersticken; manche lebenden Schlammpflanzen treiben deshalb besondere Atemwurzeln (Pneumatophoren) an die Luft. Außerdem kommt für sie meist noch ein statisches Moment hinzu, indem sie mit horizontal ausgebreiteten Wurzeln im schlammigen Boden besser stehen können als mit senkrecht nach unten gehenden. Unsere Kiefer treibt in trockenem Sandboden Wurzeln nach unten, als Moorbaum Horizontalwurzeln.

Man könnte erwarten, daß nach Analogie vieler in schlammigem Boden wachsender Pflanzen die karbonischen Bäume auch Pneumatophoren (Atemwurzeln) besessen hätten, wie wir es bei den Mangrovegewächsen, den Taxodien der Swamps an der atlantischen Küste Nordamerikas u. a. finden, indes sind solche Beobachtungen nicht bekannt, und die Gebilde, die POTONIÉ (Entstehung d. Steink. 5. Aufl., S. 181), damit vergleicht, sind allzu hypothetischer Natur, um darauf nähere Schlüsse zu bauen. Sie sind auch niemals in Zusammenhang etwa mit Stigmarien oder andern Rhizomen gefunden worden, die im Gegenteil, soweit man solche in einiger Ausdehnung hat beobachten können, niemals solche Auswüchse gezeigt haben. Außerdem ist über ihre Anatomie nichts bekannt. Bemerkenswert ist dagegen die starke Ausbildung der beiden „Parichnos“-Narben der Sigillarien an deren Stammbasen. Diese hat man ja schon am Stamme überhaupt als Atmungsorgane in Anspruch genommen (s. S. 195 u. 208), und bei etwaigem Wachstum im Schlamm könnte eine stärkere Ausbildung eines Lentizellensystems

an der Stammbasis auch für die Atmung der Wurzeln mit in Frage kommen. Die Blattnarben sind an solchen Stammbasen ausgelöscht und nur die (oft verzerrten) Parichnos-Male noch sichtbar (Fig. 187, 188).

Die Luftfeuchtigkeit muß in Zusammenhang mit starken Niederschlägen an den Stellen, wo unsere Karbonflora wuchs, sehr hoch gewesen sein. Hierfür sprechen zahlreiche der farnartigen Gewächse, insbesondere die Farnbäume, die Zartblättrigkeit und Feinheit vieler Farne und auch von Pteridospermen. Die offenbare Üppigkeit der gesamten Karbonflora ist auch nur unter sehr günstigen Verhältnissen der Luftfeuchtigkeit denkbar.

In scheinbarem Gegensatz hierzu stehen die Befunde xerophytischen Charakters an gewissen karbonischen Pflanzen oder an gewissen Organen dieser. Manche Blattarten, wie von *Cordaïtes*, *Neuropteris*, *Callipteris*, von denen man sogar noch Mazerationspräparate hat gewinnen können, müssen mehr oder weniger lederig gewesen sein; andere, wie die Lepidophyllen weisen auf der Unterseite des Blattes Längsriefen auf, in denen versenkt die Spaltöffnungen lagen. Diese Blätter waren wie Nadeln mit rhombischem Querschnitt und hatten eigentlich wenig Blattartiges an sich. BERTRAND (Ann. Soc. Géol. Nord. 1909, S. 119) führt noch die Größe der wasserleitenden Zellen, die starke Entwicklung des Periderms der Lepidophyten und die ebenfalls mehr xerophytische Form der Asterophylliten an den Calamarien u. a. an. CARPENTIER hat noch kürzlich (Rev. génér. Bot. 31, 1919, S. 85) auf diese Verhältnisse hingewiesen und er bringt sie in Zusammenhang mit der „physiologischen Trockenheit“ des Bodens im Sinne von SCHIMPER, die durch einen restierenden wenn auch nur noch schwachen Salzgehalt darin verursacht sein soll. Würde diese Erklärung selbst für die Vorkommnisse in paralischen Becken, mit marinen Zwischenlagen, kaum befriedigen, so kann sie für die Binnenbecken, die sicher niemals mit Versalzung des Bodens zu tun hatten, gar nicht in Frage kommen. Die vergleichsweise ähnliche Flora des Karbons der Binnenbecken und paralischen Becken verlangt jedoch ähnliche Vegetationsbedingungen für beide.

Man wird wohl über den Grund dieser xerophytischen Charaktere nicht ohne weiteres ins klare kommen können. Daß sie jedoch weder für die Annahme eines irgendwie trockenen Bodens noch für diejenige trockenerer Luft ins Feld geführt werden können, beweist ein Blick in die Pflanzenwelt der tropischen und subtropischen Regenwälder, wo sich trotz der mehr als genügenden Luftfeuchtigkeit genug Pflanzen mit lederigen Blättern vorfinden. So z. B. bemerkte ich solche im Übermaß unter dem Material aus dem sumatranischen Waldmoor, das POTONIE und KOORDERS beschrieben haben (Entstehung d. Steink. 5. Aufl. S. 152). Dasselbe Bild in verstärktem Maße erhält man von den subtropischen Regenwäldern (s. WARMING-GRÄBNER, Ökologische Pflanzengeographie

3. Aufl. S. 590), wo gerade von solchen unter einem ausgesprochen ozeanischen Klima wachsenden Pflanzenformationen für die Bäume lederartige und derbe Blätter als die Regel angegeben werden, während gleichzeitig Farnbäume, Hymenophyllaceen als Unterflora existieren. Die Bäume solcher subtropischen Regenwälder wie in Chile, Neu-Seeland, gewissen Inseln werden als geradezu xeromorph geschildert. Wir haben also in solchen subtropischen Regenwäldern mit ihrer Kombination von größeren „xeromorphen“ Gewächsen und kleineren hygrophilen geradezu ein Abbild der Verhältnisse der Steinkohलगewächse. Man darf also aus dem Vorkommen xerophytischer Merkmale bei gewissen Karbonpflanzen im Rahmen der Gesamtverhältnisse gar nicht auf irgendwelche xerophytischen Wachstumsverhältnisse für diese Pflanzen, mögen sie nun im Boden oder in der Luftfeuchte liegen, schließen. Daß der Grund dafür so mangelhaft zu durchschauen ist, kann nicht wundernehmen, da man selbst über die Ursachen dieser Verhältnisse bei lebenden Pflanzen noch nicht Bescheid weiß.

Eine Frage, die die Forscher seit langem interessiert hat, ist die Frage der Temperaturverhältnisse, unter denen die Karbonflora gewachsen sein soll. Während POTONIE den Standpunkt des Tropenklimas vertritt und die Karbonmoore mit Tropenmooren vergleicht, nimmt z. B. FRECH das Gegenteil an, indem er die Steinkohlenmoore unter einem kühlen Klima entstanden sein läßt. POTONIE führt für seine Auffassung eine ganze Reihe von Gründen an: das Vorkommen von Baumfarnen, von lianenartigen Kletterpflanzen, die Kauliflorie (Stamtblütigkeit) bei Sigillarien und anderen Gewächsen, die Aphlebien bei gewissen Farnen, Verwandtschaftsverhältnisse der Karbonpflanzen mit heutigen Tropenpflanzen (Marattiaceen)<sup>1</sup>). Diese Erscheinungen brauchen jedoch nicht als zwingend für die Annahme eines gerade tropischen heißen Klimas sein. Eine viel größere Rolle als die eigentliche Temperatur spielt offenbar der ozeanische Charakter des Klimas, der heute noch Baumfarnen in Neuseeland üppig zu wachsen gestattet, obwohl in naher Entfernung Gletscher ihre Stirn haben<sup>2</sup>). Das größte Hindernis für die Annahme eines wirklich tropischen Klimas bildet die Verbreitung der Hauptsteinkohlenbecken. Zeichnet man sich die Hauptverbreitungsgebiete der Torfmoore und der

<sup>1</sup>) Auf das Fehlen der Zuwachszonen, das er auch anführt, werden wir nachher eingehen.

<sup>2</sup>) Die Baumfarne sind überhaupt im strengen Sinne nicht tropische, d. h. unter tropisch heißem Klima lebende Gewächse, sondern bevorzugen ein kühleres, etwa subtropisches Klima. Das Wichtigste ist für sie der hohe Feuchtigkeitsgehalt der Luft, frostfreie Winter, überhaupt mehr ausgeglichene Temperaturverhältnisse im Jahresmittel. In den echt tropischen Ländern wachsen die Farnbäume auf den Hängen der Gebirge („Nebelregion“), nicht in der Ebene (s. WARMING-GRÄBNER, Ökol. Pflanzengeogr. 1918, S. 590).

Steinkohlengebiete in eine Erdkarte ein (wie z. B. KUKUK, *Unsere Kohlen*, 1920, S. 36, 37), so ergibt sich besonders für die Nordhemisphäre eine auffällige Übereinstimmung: in einem ähnlichen Gürtel wie die Moore ziehen sich die Hauptsteinkohlenfelder auf der Nordhemisphäre um die Erde herum. Auf der Südhemisphäre sind die Verhältnisse weniger durchsichtig, da hier größere Landmassen fehlen. In den Tropen fehlen, wie POTONIÉ, KOORDERS, WICHMANN u. a.<sup>1)</sup> nachgewiesen haben, Moorbildungen mit beträchtlicher Torfunterlage keineswegs, sie treten aber gegen die Hauptmoorgebiete zurück, und ebenso ist es allem Anschein nach in früheren Perioden gewesen. Wir haben im Paläozoikum in Ostindien eine ziemlich reiche Kohlenbildung, in Borneo u. a. im Tertiär, doch scheinen diese Vorkommen gegen die der temperierten Zonen zurückzutreten. Es ist das durchaus verständlich, da in den Tropen — genauer unter tropischem Klima — eben zur Bildung und Konservierung größerer Humuslagerstätten besondere Bedingungen gehören, da die Zersetzung des sich anhäufenden Pflanzenmaterials an der Luft mit großer Schnelligkeit vor sich geht.

Nach dem, was wir bereits im Vorigen gesagt haben, scheint die Wahrheit, wie so häufig, in der Mitte zu liegen. Die subtropischen und warm-temperierten Regenwälder von heute erfüllen physiologisch alle Bedingungen, die wir für die Vegetation des Steinkohlenwaldes fordern können oder müssen<sup>2)</sup>. Hohe Luftfeuchtigkeit, geringere jährliche Klimaschwankungen, also eine warmfeuchte Atmosphäre, können wir für sie annehmen, die sowohl ein dauerndes üppiges Pflanzenwachstum, als auch die Anhäufung von großen Humusmassen leicht gestattet, deren vielfache Aufeinanderfolge wie später im Tertiär im engsten Zusammenhang mit der Natur der betreffenden Gebiete als Senkungsfelder stand; die gebildeten Humus- und Sedimentablagerungen wurden in diesen sukzessive in die Tiefe abgeführt, neuen darüber Platz machend.

Das zweifellos sehr üppige Pflanzenwachstum, das z. B. zur Anhäufung von 12 m mächtigen Steinkohlenflözen in Oberschlesien führte, hatte schon früher die Forscher dazu geführt, für die karbonische Atmosphäre Ausnahmebedingungen anzunehmen. Schon ALEXANDER v. HUMBOLDT hatte eine „mit Kohlensäure überschwängerte“ Atmosphäre für nötig gehalten, um die reichliche Pflanzenproduktion der Steinkohlenperiode zu erklären. Genauer haben sich dieser Probleme ARRHENIUS und FRECH angenommen. Wir wissen heute sehr wohl, daß der optimale Kohlensäuregehalt für das Pflanzenwachstum in Luft und Boden

<sup>1)</sup> Vergl. STEVENSON, *Formation of coal beds*, 1911—13, S. 163 ff. Der Tropentorf scheint z. T. sehr „unrein“ zu sein.

<sup>2)</sup> Dies hat u. a. schon DANNENBERG, *Geologie der Steinkohlenlager I*, 1908, S. 30 angedeutet.

durch den Prozentsatz an  $\text{CO}_2$  in unserer Atmosphäre keineswegs erreicht ist, und die Versuche der Pflanzenphysiologen, die dies dargetan haben, sind ja gerade neuerdings von H. FISCHER durch die Kohlensäuredüngung mit Abgasen von Hochöfen mit Erfolg in die Praxis übersetzt worden. Eine andere Frage ist es, ob wir aus irgend welchen Anzeichen auf einen höheren Gehalt der Karbonatmosphäre an Kohlensäure zu schließen berechtigt sind. Nach ARRHENIUS soll ein erhöhter Kohlensäuregehalt der Luft die Ausstrahlung vermindern und mehr Wärmestrahlen absorbieren als es jetzt der Fall ist. Der erhöhte Kohlensäuregehalt soll nach FRECH aus der starken vulkanischen Tätigkeit herrühren, die mit der Karbongebirgsbildung einherging. Hiergegen ist schon oft eingewandt worden, daß die Eruptionen fast alle rotliegenden Alters sind, wo wir aber gerade ein Aufhören der Kohlenbildung zu verzeichnen haben, während sie bei Richtigkeit der FRECHschen Annahme in dieser Periode erst recht eingesetzt haben müßte. Die Abnahme des Kohlendioxyd-Gehalts, der gewissermaßen in den Kohlenflözen aufgespeichert wurde, habe dann eine allgemeine Abkühlung zur Folge gehabt, die in einer Eiszeit gipfelte (permische Eiszeit), der FRECH eine größere Ausdehnung auch außerhalb der Gondwanagebiete zu geben bemüht scheint. Im Tertiär kehrt dasselbe Problem in Form der Braunkohlenzeit mit ihren jungen Gebirgsbildungen und Eruptionen und der darauf folgenden Eiszeit wieder. Auch hier ist aber wenigstens ein großer Teil der Braunkohlen vor der Eruptionstätigkeit abgelagert worden. In anderen Gegenden der Erde haben wir in der oberen Kreide und im Lias sehr bedeutende Kohlenbildung, ohne daß Gebirgsbildung und darauf folgende Eiszeit bemerkbar ist. Weiter ist von anderen Forschern darauf hingewiesen worden, daß eine Anreicherung von Kohlensäure in der Atmosphäre in dem in Betracht kommenden Grade nicht die verlangte Wirkung gehabt haben kann. So erscheint im Rahmen des Ganzen eine Erhöhung des Kohlensäuregehalts der Luft nicht erwiesen und sie ist auch zur Erklärung des karbonischen Phänomens nicht nötig. Sollte sie aber vorhanden gewesen sein, so würde sie wohl wie auch heute zur Förderung der Vegetation haben beitragen können. Die Mächtigkeit und zahlreiche Aufeinanderfolge der Kohlenflöze hat ihre Ursache, wie schon oben erwähnt, in epirogenetischen Vorgängen: die Kohlengebiete waren ausgedehnte Senkungsfelder, die die jeweilige Landoberfläche in die Tiefe brachten und so neue Vegetation auf der alten oder auf den Sedimenten über den alten Flözen ermöglichten.

Die im Gebiete der subtropischen Regenwälder — wie der Regenwälder überhaupt — vorhandene geringe jährliche Klimaschwankung erklärt auch eine andere Erscheinung der Karbonflora, d. i. das Fehlen der Zuwachszonen bei den mit sekundärem Dickenwachstum versehenen

Bäumen. Insbesondere die dicken Cordaiten und später die den Walchien u. a. Gymnospermen angehörigen Stämme des Rotliegenden überraschen in dieser Beziehung, aber auch für die besonders mit Sekundärzuwachs der Rinde behafteten Lepidophyten gilt dasselbe. Man hat schon früh diese „Jahrringlosigkeit“ als einen Maßstab für die Geringfügigkeit der jährlichen Klimaschwankungen benutzt und umgekehrt aus dem Auftreten regelmäßiger Zuwachszonen auf periodische Klimaschwankungen geschlossen (UNGER u. a., neuerdings besonders der Verf.). Man kann allerdings die Benutzung des Zuwachszonenphänomens bei den Fossilien nicht bedingungslos generalisieren, wie Verf. schon 1908 dargetan hat, indem sich bei einer ganzen Anzahl dikotyler Gewächse Periodizitätserscheinungen (periodischer Laubfall, Zuwachszonenbildung) mit ziemlicher Willkür und ohne sichtbare Gründe einstellten. Es sind für die Zuwachszonenbildung, wie die Untersuchungen verschiedener Botaniker zu erweisen suchen, einerseits äußere Verhältnisse, andererseits innere maßgebend; bei Gewächsen mit persistierendem Laub, besonders auch in den älteren Perioden der Erdgeschichte bei den Koniferen, liegen die Verhältnisse indes, wie die heutigen Verhältnisse noch sehen lassen, anders. Hier kommt für die Förderung und Bildung der Zuwachszonenbildung, die immer auf eine zeitweilige Wachstumsschwächung oder Sistierung hinweist, wohl nur der Einfluß regelmäßiger kühlerer Perioden in Frage, da solche Gewächse auch in Klimaten mit Wechsel von mehr trockenem und feuchtem Klima nur geringere Neigung zur Zuwachszonenbildung zeigen. Die große Mehrzahl der fossilen dikotylen Hölzer ist im Rahmen der obigen Betrachtungen als Klimaindikator nur mit großer Vorsicht anzuwenden; auch im Mesozoikum können wir uns z. B. die Ginkgophyten als laubwechselnde Bäume vorstellen, und da Hölzer von ihnen unter den fossilen Gymnospermenhölzern kaum herauszukennen sind, wird man mit Einzelfunden solcher Art immerhin vorsichtig sein müssen. Im ganzen ist die Ausnutzung der Zuwachszonenbildung der fossilen Gymnospermenhölzer unter Anwendung der nötigen Kautelen auch heute noch richtig und zweckentsprechend, trotzdem ANTEVS (Progr. rei bot. V, 1917, S. 285 ff.) diese ganz zu diskreditieren sucht. Die Gründe, die er für seine Ansicht der Wertlosigkeit der Zuwachszonenbildung anführt, sind nicht befriedigend; mit seinem Verdammungsurteil schüttet er, wie das oft geht, das Kind mit dem Bade aus. Auf die Verhältnisse bei den dikotylen Hölzern, wie ich ebenfalls 1908 schon erwähnt habe, kommt es in der Frage wenig oder gar nicht an.

Sehr illustrativ ist in unserer Frage das Verhalten der Gymnospermenhölzer der Gondwana-Gebiete; sowohl aus dem älteren Gondwana von Australien, von Ostindien, von Südafrika, wie von den Falklands-Inseln (auch aus Südamerika) sind solche mit deutlichen Zuwachszonen



bekannt, eine Tatsache, die man wohl mit Recht auf Nachwehen der Abkühlung des Klimas durch die Vereisung dieser Gebiete zur Permzeit zurückführen kann. Daneben sind dort auch zahlreiche Hölzer ohne Zuwachszonen bekannt, die also offenbar dem ungünstigen Einfluß dieses Klimas schon entrückt waren. Wenn innere Ursachen für die Zuwachszonenbildung bei diesen Gondwana-Bäumen vorlägen, so muß es unerklärlich bleiben, warum nur bei diesen, nicht aber bei unseren permokarbonischen Bäumen solche „inneren“ Gründe (spezifische Veranlagung) vorhanden waren.

Von ANTEVS u. a. wird behauptet, daß die karbonischen Gewächse unseres Typus gewissermaßen noch nicht imstande gewesen wären, Zuwachszonen zu entwickeln, daß eine Reaktion in dieser Form noch nicht erfolgte und daß also die „Reizschwelle“ sehr hoch anzunehmen sei. Dies ist eine willkürliche Hypothese, mit der ANTEVS seine Ansichten zu stützen versucht; eine Hypothese kann aber nur zusammenfassen, erklären, nicht Annahmen stützen. Daß eine „Reizschwelle“ bei den paläozoischen Bäumen vorhanden gewesen sein muß und daß diese entsprechend reagierten, beweisen einmal das Vorkommen von einem Stück Holz mit regelmäßigen scharfen Zuwachszonen im europäischen Karbon<sup>1)</sup>, ferner die entsprechenden Vorkommnisse im Permokarbon von Kuznezsk und der Gondwana-Länder. Für die letzteren ist es bemerkenswert, daß sie in Gebieten mit Gondwana-Bestandteilen der Flora liegen (wie bei Kuznezsk und an der Petschora); für das erste und eventuell andere Funde fehlt jeder Nachweis, daß es etwa der Flachlandsflora des Karbons angehört habe und nicht aus höheren Punkten eingeschwemmt worden ist. Gerade bei Hölzern muß man ja diese Möglichkeit besonders ernsthaft in Erwägung ziehen, und sie vermag solche Ausnahmen wohl am besten zu erklären.

Bemerkenswert ist für den weiteren Verlauf der Jahresringaffäre, daß häufigere Zuwachszonenbildung sich ungefähr um dieselbe Zeit einstellt, wo nach der NEUMAYRSchen Annahme sich auch in der faunistischen Verbreitung Differenzen einstellen, die auf beginnende klimatisch stärkere Zonenbildung hinweisen: d. i. in der Juraformation. Zwar sind die Verhältnisse hier noch keineswegs einheitlich, auch noch viel zu wenig untersucht, aber das Häufigwerden dieser Erscheinung ist doch unverkennbar und bemerkenswert. In der unteren Kreide waren im hohen Norden schon zahlreiche Abietineen vorhanden, die schnell südwärts wanderten, und die Zuwachszonenbildung so stark wie bei uns jetzt oder im Tertiär, während bei den Koniferen der oberen ägyptischen Kreide kaum Zuwachszonen auftreten; die Dikotylenhölzer von dort u. a.

---

<sup>1)</sup> Ich habe nicht die Ermächtigung, den Ort zu nennen, habe jedoch das Stück selbst gesehen.

zeigen den Charakter tropischer Verhältnisse, worauf hier nicht näher eingegangen werden kann.

Eine für uns außerordentlich schwer verständliche Erscheinung beginnt vom Karbon an sich durch viele geologischen Formationen hindurch einzustellen: das Auftreten polnaher Vegetation von einer Art, die sich von der höherer Breiten nicht viel oder gar nicht unterscheidet. Mit der oberdevonischen und kulmischen Flora beginnt dies erstmalig in Erscheinung zu treten und taucht in derselben oder ähnlicher Form im Jura, der unteren (und oberen) Kreide und auch im Tertiär noch wieder auf. Selbst wenn man für die tertiären Floren von Spitzbergen, Grönland, Grinnelland, Neu-Sibirien, Ellesmere-Land ein etwa alttertiäres Alter annimmt, verliert die Erscheinung nichts von ihrem Befremdenden. Wir haben zunächst in Grönland und Spitzbergen eine kulmische Flora, die sich eng an die schottische alt-karbonische Flora anschließt; dieselben Formen, anscheinend auch Zuwachszonenlosigkeit der Holzgewächse sind zu beobachten wie bei uns. Da das Problem, wie gesagt, in den späteren Perioden in derselben Form auftaucht und sich erst in der unteren Kreide Anzeichen einer nennenswerten stärkeren Abkühlung am Pol einzustellen scheinen, so bleibt nichts weiter übrig, als in diesen Gebieten ganz ähnliche Vegetationsbedingungen anzunehmen wie in den höheren Breiten; so schwer es uns auch fällt, im Rahmen der heutigen Verhältnisse das zu verstehen<sup>1)</sup>, so müssen wir uns doch zu der Vorstellung relativ gleich günstiger Bedingungen für die Vegetation in verschiedenen Breiten bequemen. Auch die früher öfter gemachten Annahmen der Polverlegungen helfen uns aus dieser Klemme nicht heraus, und man kommt wohl immer mehr von der Hypothese weitgehender Änderung der Pollage ab; auch wir setzen bei unseren Betrachtungen diese Hypothese beiseite.

Kehren wir zu den Verhältnissen der paläozoischen Flora zurück, so haben wir hier noch über die Gondwanafloren und unsere Rotliegendefloren etwas zu sagen. Was zunächst die letztere anbetrifft, so können die Temperatur- und Vegetationsverhältnisse nicht wesentlich anders gewesen sein als die der eigentlichen Steinkohlenflora. Die Rotliegendefloren läßt sich als eine verarmende Steinkohlenflora bezeichnen; die Verarmung geht wohl auf die Verminderung der zusagenden Standorte zurück, die vielleicht im Zusammenhang mit dem Herannahen des trockenen Klimas der Zechsteinformation zusammenhängt; nur noch in beschränkten Bezirken mit genügender Luftfeuchte wuchs eine reiche Flora weiter, wobei es zu größeren Kohlenbildungen nicht mehr kam („Kohlenrotliegendes“), teils wegen der abnehmenden Pflanzenproduktion,

<sup>1)</sup> Die Polarnacht scheint noch die geringste Rolle bei dieser Frage gespielt zu haben, da im Tertiär sonst nicht wie in unseren Breiten dort Magnolien, Sequoien, Taxodien ebenso gut existiert haben könnten, unter offenbar nicht ungünstigen Bedingungen.

besonders aber wohl wegen des Fehlens der Senkungsgebiete an den Stellen unserer Rotliegendpflanzen. In den paralischen Becken hatte ja schon im oberen Produktiven Karbon die Kohlenbildung aufgehört, und auch in den Binnenbecken, wo sie fort dauerte, ist sie nur noch schwach. Daß aber die Verhältnisse des Permokarbons an anderen Stellen der Erde, in Sibirien und China, noch eine gewaltige Kohlenbildung gestatteten und eine üppige Flora weiter wucherte, darf nicht vergessen werden. Ja es scheint, daß die günstigen Bedingungen, die in Mitteleuropa und Nordamerika im mittleren Karbon vorhanden waren, in Sibirien und China erst im Permokarbon eintraten, da wir bisher so wenig von mittelkarbonischen Floren aus diesen Gegenden kennen. Auch später im Jura haben diese Gebiete eine großartige Kohlenbildungszeit, während bei uns gleichalterige Kohlenablagerungen keine Rolle spielen.

Weitere Gebiete mit günstigen Vegetationsbedingungen zur Permokarbonzeit und in der Folgezeit stellen die Gondwana-Gebiete dar. Zwar ist die Kohlenbildung und also auch wohl die Massenproduktion der Flora dieser Gebiete wohl nicht mit der unserer mittelkarbonischen Kohlenperiode zu vergleichen, es sind aber immerhin recht beträchtliche Kohlenmengen, die diese Flora aufgehäuft hat. Zur selben Zeit, wo bei uns die Karbonflora verarmte, das trockene Klima der Zechsteinzeit und nachher des Buntsandsteins sich ausbreitete, haben wir in diesen Gebieten reiche, Feuchtigkeit liebende Vegetation. Die Temperaturverhältnisse und die Bedingungen, unter denen die (ältere) Gondwanafloren wuchs, können sich nicht wesentlich von denen unserer permokarbonischen Flora unterscheiden haben; keinesfalls hat die Flora noch nennenswert unter dem Einfluß der permokarbonischen Vereisung gestanden, die nur in einzelnen Holzstämmen mit Zuwachszonen noch fühlbar ist. Das Zusammenvorkommen von Gondwana-Elementen im Bereich Sibiriens und Rußlands mit Formen des nördlichen Typus und das Vordringen der letzteren in die Gebiete der Gondwanaländer (Brasilien, Südafrika) spricht eine deutliche Sprache in diesem Sinne.

Über die Zechstein- und Buntsandsteinflora haben wir uns bereits früher (S. 433/4) geäußert. Im Jura müssen wir im allgemeinen ebenfalls ein warmes, ozeanisches Klima für die Stellen reichen Pflanzenwuchses annehmen, da die Dipteridinen, Matoniaceen und andere Farne ein solches verlangen. Auch hier treten mit diesen zusammen in den Cycadophyten und anderen Gymnospermen scheinbar xerophytische Gewächse auf, wie im Karbon. Auch hier wäre es im allgemeinen falsch, deshalb für diese Flora xerophytische Wachstumsbedingungen anzunehmen, mögen ihre Blätter auch lederig, wie bei *Thinnfeldia*, *Pterophyllum*, *Otozamites*, *Zamites* usw. gewesen sein. Das Zusammenvorkommen solcher scheint wieder vielfach auf die Verhältnisse (sub-)tropischer

Regenwälder hinzuweisen. Auch die reichliche Moor- und Kohlenbildung zur Jurazeit in Ostasien spricht in gleichem Sinne, waren doch diese Gewächse alle an der Moorbildung beteiligt. Über die gleichförmige Verbreitung der mittleren Juraflora auf der Erde hatten wir schon S. 463 gesprochen, und oben auch hervorgehoben, daß für sie in demselben Maße wie für die karbonische und tertiäre Flora das Problem des polnahen Vorkommens unserem Verständnis Schwierigkeiten bereitet. Dies hätten wir auch noch für die Gondwanaflora nachzuholen, die ja jetzt noch in 85° s. Br. mit *Glossopteris* bekannt geworden ist.

Werfen wir noch einen kurzen Blick auf die kretazische und kaenozoische Flora, so hatten wir schon hervorgehoben, daß etwa um die Zeit der unteren Kreide im Norden ein Vorwalten von Abietineenformen, wozu noch Dürftigwerden anderer mesozoischer Formen kommt (vgl. NATHORST), und eine starke Ausprägung von Zuwachszonen, die bis in unsere Breiten fühlbar ist, eine Abkühlung in polnahen Gebieten merken läßt, während die südlichen Kreidefloren noch tropisch-warmen Charakter tragen. Es ist aber nicht gesagt, daß nun diese Abkühlung sich in progressiver Weise bis zur Jetztzeit fortgesetzt habe. Selbst im Tertiär müssen dort oben noch verhältnismäßig warme Winter gewesen sein, wie die arktische Tertiärflora beweist. Dasselbe finden wir auf der Südhemisphäre, wo in 64° s. Br. (Seymour-Insel) eine Tertiärflora subtropischen und temperierten Charakters beobachtet ist, und wo die jetzt waldlosen Falklandsinseln (im Tertiär auch die Kerguelen) noch vor der Eiszeit reich mit Bäumen der südamerikanischen Pflanzenwelt bewaldet gewesen sein müssen. Auch aus noch polnäheren Gebieten der Antarktis dürfen wir noch solche Funde aus dem Tertiär erwarten.

Erst im Laufe der weiteren Tertiärzeit läßt sich eine sukzessive Abkühlung des Klimas in unseren Breiten beobachten. Auch für den, der die scharfe Akzentuierung der Zuwachszonen der Koniferen des Tertiärs dafür nicht gelten lassen will, wird dies aus der Zusammensetzung unserer Miozänflora offenbar, die bei Zschipkau (Lausitz) schon Frostspuren an Blättern zeigt, die ein Zurückweichen der Palmen nach Süden erkennen läßt und im Pliozän eine fortschreitende Verarmung an Elementen zur Schau trägt, die mit heute nordamerikanischen, ostasiatischen, mediterranen Formen usw. verwandt, offensichtlich erst der Eiszeit gewichen sind, die die pflanzengeographischen Verhältnisse insbesondere der Nordhemisphäre bestimmt oder modifiziert hat. Hierüber ist auch in dem Kapitel von MENZEL und STOLLER Näheres gesagt.

---

#### 4. Phylogenetisches

Die fossilen Pflanzenfunde, besonders in den älteren Perioden vor der Steinkohlenformation, aber auch in vielen späteren, sind lückenhaft und weit davon entfernt, ein einigermaßen vollständiges Bild der Pflanzenwelt der einzelnen geologischen Zeiträume zu liefern. Dazu kommt, daß uns offenbar meist nur Pflanzen aus den Flachländern überliefert sind, die der höheren Gebirge sich aber, soviel wir wissen, unserer Kenntnis entziehen. Dennoch haben die Pflanzenfossilien wertvolle Ausblicke auch für die mögliche oder wahrscheinliche Abstammungsgeschichte verschiedener Pflanzenstämme, -Gruppen und -Familien geliefert. Manche ausgestorbenen Familien weisen Charaktere auf, wie sie heute bei einander fremder gegenüberstehenden Gruppen auftreten, und können so bis zu gewissem Grade als Bindeglieder solcher Pflanzengruppen aufgefaßt werden, von deren Existenz die heutige Flora nichts mehr zeigt.

Man hat unter Zuhilfenahme von mehr oder weniger Spekulation dann für solche Gruppen Stammbäume aufgestellt, indem man die Analogien, die die Fossilien mit bestimmten anderen Fossilien oder lebenden Pflanzen aufweisen, im Sinne einer direkten Abstammung deutete und auswertete. Namentlich in England und Amerika neigen manche Forscher stark zu einer solchen spekulativen Richtung; vielfach nehmen dabei, besonders wenn die Anschauungen in Lehrbüchern vortragen werden, die einzelnen Anschauungen oder Schulen einen etwas dogmatischen Charakter an, der leicht dazu führt, zuviel zu wollen und zu tun, und manchen Tatsachen, die vielleicht auch phylogenetisch mehrfacher Deutung fähig sind, Zwang anzutun.

Wir wollen uns, den Bedürfnissen eines Lehrbuches entsprechend, in spekulativer Hinsicht Zurückhaltung auferlegen und uns mit Hinweisen auf die Analogien einzelner Pflanzensippen begnügen, andererseits aber auch in einigen Zügen von einigen der phylogenetischen Anschauungen Kenntnis nehmen, die von bedeutenderen, weitblickenden Forschern vertreten werden, wovon ja schon im Texte bei einzelnen Pflanzengruppen die Rede war. Eine umfangreichere Zitierung und Berücksichtigung der paläontologisch-phylogenetischen Literatur haben wir schon aus Raumangel unterlassen.

Als wichtige Tatsache von allgemeiner Bedeutung haben wir zunächst zu betonen, daß die großen Abteilungen des Pflanzenreiches ungefähr in der Reihenfolge erscheinen, wie sie das natürliche Pflanzensystem fordert, worin — soweit dies nötig erscheint — zugleich eine Bestätigung der Reihenfolge der großen Pflanzenklassen des Systems sich ausspricht. In den älteren Perioden, bis zum Silur einschließlich, kennen wir nur Algen, also die primitivsten Pflanzen; es

sind uns leider nur solche mit Hartteilen im Körper überliefert worden. Von einer Landflora, deren Existenz frühestens im Silur angenommen werden kann, haben wir keine Kenntnis. Die Pilze, fossil nur schwierig erhaltungsfähig, haben uns gleichwohl schon im Karbon zweifellose Reste hinterlassen, dürften aber wohl schon vorher existiert haben. Eine Ausnahmestellung nehmen bezüglich des paläontologischen Befundes die Moose ein; sichere paläozoische Moose sind nicht bekannt, und auch *Sporogonites* aus dem Devon hat im Lichte der neuesten Forschung eine ganz andere Deutung erfahren (S. 426). Die Lebermoose (*Hepaticae*), übrigens eine sehr selbständige Gruppe, sind augenscheinlich die älteren, da schon — abgesehen von zweifelhafteren paläozoischen Objekten — im Keuper, weiter im Jura und Wealden und später zweifellose Spuren von ihnen auftauchen. Laubmoose (*Musci frondosi*) dagegen, die höhere Moosklasse, sind erst im Känophytikum bekannt. Über diese Tatsache des jüngeren Alters der Moospflanzen sollten auch die Botaniker nicht hinwegsteigen, die die Pteridophyten, insbesondere *Lycopodiales* und *Filicales*, von den Moosen ableiten wollen. So verlockend im Hinblick auf die lebende Flora allein dieses Beginnen erscheinen mag, so verkehrt ist es, da die Farne offenbar viel älter als die Moose sind. Die ältesten Landpflanzen, die wir kennen, zeigen Pteridophytennatur, und die zu den *Psilophytales* gehörigen *Rhynia*- und *Hornea*-Arten des älteren Devons sind die primitivsten und zugleich genauer bekannten Pteridophyten. Von den anderen, jetzt noch lebenden Pteridophyten treten die *Lycopodiales* etwa im Mitteldevon zuerst auf, die Articulaten im Oberdevon (mit *Hyenia* als einer Art von Vorläufer kurz vorher). Im Mitteldevon dürften auch etwa die *Filicales* ihren Anfang genommen haben, obwohl erst im Oberdevon (*Archaeopteris* u. a.) zahlreichere Spuren davon auftreten und überhaupt „megaphylle“ („makrophylle“) Pflanzen sich in größerer Menge zeigen. Etwa „gleichzeitig“ scheinen Gymnospermenformen auf der Erde sich ausgebildet zu haben, wohin vielleicht schon Formen des Mitteldevons gehören; jedenfalls aber waren sie im Oberdevon vorhanden in Form von einigen Pteridospermen und vielleicht noch anderen Gruppen, da sie im Kulm schon bedeutend zahlreicher (Pteridospermen, Cordaiten) in die Erscheinung treten. Pteridospermen und Cordaiten erleben dann im Karbon eine großartige Entwicklung; erst am Ende dieser Formation, meist erst im Rotliegenden beginnen sich weitere Gymnospermenformen zu zeigen: die ersten Koniferen (*Walchia*), die ersten Cycadophyten in Form einiger Pterophyllen, die ersten Ginkgophyten (*Baiera*); bei letzteren ist allerdings in Rechnung zu ziehen, daß die Psymgophyllen möglicherweise dazu gehört haben können (vielleicht seit dem Oberdevon). Als die kompliziertesten Gymnospermen — von den Gnetaceen wird hier abgesehen — kann man die Bennettiten ansehen, die vom Keuper an

erscheinend, im Jura und der unteren Kreide ihre Blütezeit erleben. Erst nach diesen erscheinen die höchsten Pflanzengruppen, die Angiospermen, Monokotyle und Dikotyle etwa zugleich, gleich in ziemlicher Formenmenge und in raschem Siegeslauf die Erde erobernd. Anscheinend sind die sympetalen Dikotyledonen die jüngeren; die ältesten Angiospermenfunde zeigen ein Vorwalten der Monochlamydeen („Amentaceen“), *Polycarpicae* u. a.

Sehen wir uns jetzt im einzelnen näher an, was uns die Fossilienfunde über die Phylogenese in den einzelnen Abteilungen des Pflanzenreiches lehren, welche Formen als wahrscheinliche Verbindungsglieder entfernter stehender Pflanzensippen in Frage kommen und in welcher Art von einzelnen Forschern diese Verbindungen gedacht werden, und wie sie sonst gedacht werden können.

Über die Phylogenie und etwaige verbindende Glieder zwischen den einzelnen, z. T. sehr selbständigen Stämmen des Algenreiches geben die Fossilien keine Auskunft aus dem Grunde, weil, wie die meisten heutigen, auch die früheren zur fossilen Erhaltung nur ausnahmsweise geeignet waren. Wir hatten schon früher mehrfach hervorgehoben, daß mit wenigen Ausnahmen nur Algen erhalten sind, die zum Aufbau ihres Körpers Mineralsubstanz benutzten (Kalk, auch Kieselsäure); nur die Hartteile sind erhalten. Mögen auch, wie es nach den neueren Funden im Präkambrium scheint, insbesondere kalkabsondernde Algen eine größere Rolle gespielt haben als heute, so ist doch nur ein verschwindender Teil der Gesamtalgenflora in erkennbarer Form erhalten geblieben.

Daß es vom Standpunkte der Fossilien mit den Pilzen nicht besser bestellt ist, braucht nach dem oben und früher Gesagten nicht weiter begründet zu werden.

Wenden wir uns zur Frage der Abstammung der Moose, so betreten wir da, wie wir oben schon sahen, ein ziemlich dunkles Gebiet. Obwohl von den Botanikern mit den Pteridophyten (Gefäßkryptogamen) in eine Gesamtgruppe (Archegoniaten) zusammengefaßt, bilden doch beide Gruppen Stämme von außerordentlicher Selbständigkeit. Nach dem, was wir mehrfach (auch eben erst) erwähnt haben, scheinen sich die Moose, insbesondere die Laubmoose erst ziemlich spät entwickelt zu haben, möglicherweise von irgend einem Stamme der Algen, mit denen ja der Vorkeim (*Protonema*) noch eine schon äußerliche Ähnlichkeit hat. Man kann (mit KIDSTON und LANG) darauf aufmerksam machen, daß die alt-devonischen primitiven *Psilophytales* (*Rhynia* und *Hornea*) in gewisser Beziehung in höherem Grade mooshafte Charaktere zeigen als irgend welche anderen bekannten Pteridophyten. Sie sind zwar echte Pteridophyten durch Besitz eines, wenn auch einfachen Leitbündels, haben aber anscheinend in die Blätter (die zwar bei den obigen beiden fehlten) gar keine Leitbündel entsandt, haben ferner keine Sporophylle,

sondern terminale zu mehreren stehende Sporangien, keine Wurzeln, sondern „Rhizoiden“, und *Hornea* zeigt ein bis zu gewissem Grade moosähnliches „Sporogon“ mit Kolumella, wie es auch bei *Sporogonites* (Devon) bekannt ist. Da aber die Psilophyten zweifellos höher organisiert sind als die Moose, so müßte man annehmen, daß etwa Moose und Psilophyten aus einem älteren gemeinsamen Urstamm hervorgegangen sind, was sich mit dem paläontologischen Befund nicht verträgt.

Im Rahmen seiner geistreichen Pericaulomtheorie hat POTONIÉ darauf aufmerksam gemacht, daß eine sehr auffällige Eigenschaft vieler paläozoischer Gewächse die gabelige Verzweigungsweise der vegetativen Organe oder eines Teiles davon ist. Bei den Lepidophyten (*Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Bothrodendron*, *Cyclostigma*, *Stigmaria*, vielen Pteridospermenblättern), ferner bei devonischen Stengelresten (auch bei den Psilophyten) bildet in der Tat dieser heute sehr ungebräuchliche Verzweigungstypus eine sehr auffallende Erscheinung. Gelegentlich treten solche Gabelungen noch als Abnormitäten an heutigen Farnblättern auf. Andere niedere Gewächse, insbesondere die Lebermoose, zeigen die Gabelverzweigung des „Thallus“ noch sehr regelmäßig. POTONIÉ erblickte in ihr einen Hinweis, eine atavistische Erinnerung an die Abstammung dieser höheren Gewächse von gabelteiligen Algen, wie Fucaeen; beim Übergang der Gewächse aufs feste Land hätte sich die auch statisch unpraktische Gabelverzweigung allmählich ausgelöscht und anderen Platz gemacht. Die „Auslöschung“ solcher Gabelungen, die zunächst zu einer fiederigen Verzweigung führt, läßt sich in der Tat bei paläozoischen Formen recht oft beobachten, indem der eine Gabelzweig die Richtung des Fußstücks einnimmt und den anderen beiseite schiebt, zu einer Nebenrolle verurteilt, „übergipfelt“, wie man dies bei *Lepidodendron*, *Mariopteris*-Wedeln, *Diplotmema*-Stücken öfter beobachtet. Die in dieser Hypothese mitgeforderte Abstammung der höheren Gewächse von ursprünglich wasserbewohnenden erscheint durchaus plausibel, da die ältesten Landgewächse, wie wir schon S. 443 betonten, offenbar klein-krautig waren und erst im Laufe des dauernden Aufenthalts auf dem festen Lande nach Gewinnung höherer statischer Standfestigkeit sich dem reinen Luftleben anpassen mußten. Im Wasser werden ja die Pflanzen weitgehend „getragen“, erfahren eine Unterstützung im Aufrechtstehen, die beim Leben an der Luft fortfällt. Zur Erklärung des Namens Pericaulomtheorie sei noch hinzugefügt, daß sich POTONIÉ die Stengel-Stamm-(Caulom-)Bildung hervorgegangen dachte aus der Verwachsung der Basalstücke der Urblätter, die also um das Stammzentrum dann ein „Pericaulom“ bildeten (περί darum — herum). Wir verweisen für das Studium dieser Hypothese auf POTONIÉ'S Schriften.

Was die eventuelle Abstammung der als Pteridophyten zusammengefaßten Pflanzengruppen, auch Gefäßkryptogamen genannt,



anlangt, so läßt sich diese Frage nicht summarisch erledigen. Wie schon öfter von phylogenetisch arbeitenden Forschern hervorgehoben ist, liegen in den Pteridophyten offenbar mehrere Pflanzenstämme vor, die je einer getrennten selbständigen Entwicklungsreihe entsprechen. Obwohl durch vielerlei Merkmale, die sie eben als Pteridophyten charakterisieren, verbunden, haben doch die einzelnen Gruppen viel Besonderes und Eigenartiges, was man leicht bei dem Schematismus vergißt, der nun einmal mit jeder Systematik verbunden ist, den man bei weiterer unabhängiger Betrachtung von Einzelheiten, die die landläufige Systematik als weniger grundlegend betrachtet, etwas modifizieren muß. Dies gilt auch für die Pteridophyten, in denen vier außerordentlich selbständige Formenreihen zusammengeschweißt erscheinen: 1. Die *Psilophytales*, 2. die *Lycopodiales*, 3. die *Articulatae* und 4. die *Filicales*. Bei genauerer Verfolgung der Entwicklung der Pflanzenwelt erkennt man, daß diese vier Reihen noch Anklänge bei höheren Gewächsen, insbesondere Gymnospermen hinterlassen haben, die wir nachher etwas näher betrachten wollen.

Sehen wir uns zunächst einmal an, was übrigens schon aus dem früher im Text bei den einzelnen Gruppen Gesagten abzunehmen ist, welche Eigenschaften die betonte Selbständigkeit bei diesen Gruppen ausmachen. Für die *Psilophytales* hatten wir diese (primitiven) Merkmale bereits oben erwähnt, es ist ein verhältnismäßig kurzlebiger Pflanzenstamm (nur Devon); die lebenden Psilotaceen rechnen wir als Sporophyllträger zu den *Lycopodiales*. Dieser *Lycopodiales*-Stamm hat spiralige mikrophyll (S. 427) Beblätterung. Die Articulaten bilden durch ihren gegliederten Stengel und die quirlige Blattstellung (Blätter teils mikrophyll, teils makrophyll) eine außerordentlich scharf gesonderte Gruppe. Die *Filicales* sind makrophyll, mit meist ziemlich stark differenziertem Blatt<sup>1</sup>). Es scheint, daß jeder dieser letzteren drei Stämme (außer den schon früh endigenden Psilophyten) seine Sonderentwicklung, die schon früh beginnt, unabhängig fortgesetzt hat und daß für die Anschlüsse gewisser höherer Pflanzen jeweils diese Stämme in besonderer Weise in Betracht kommen.

In ähnlicher, allerdings in einigen Punkten abweichender Form, finden wir diese Pflanzenstämme bei SCOTT (Studies, 2. Aufl., S. 616) betont, der z. T. Anschauungen von JEFFREY und anderen Amerikanern mit hineingenommen hat. Er unterscheidet:

<sup>1</sup>) Man sieht, daß bei diesen Merkmalen die sonst für Systematik maßgebenden Merkmale der sexuellen Organe weggelassen sind; deren alleinige Anwendung, die allerdings im allgemeinen als die fruchtbarste sich bewährt hat, ist ja eine unleugbare Einseitigkeit der Systematik, die hier bei den Pteridophyten, wie gesagt, die Selbständigkeit der einzelnen Gruppen verdunkelt.

1. Sphenopsida	<table> <tr><td>Equisetales</td><td rowspan="4">}</td><td rowspan="4">Articulatae</td></tr> <tr><td>Pseudoborniales</td></tr> <tr><td>Sphenophyllales</td></tr> <tr><td>Psilotales</td></tr> </table>	Equisetales	}	Articulatae	Pseudoborniales	Sphenophyllales	Psilotales
Equisetales	}	Articulatae					
Pseudoborniales							
Sphenophyllales							
Psilotales							
2. Lycopsida	Lycopodiales						
3. Pteropsida	<table> <tr><td>Filicales</td><td rowspan="4">}</td><td rowspan="4">Spermophyta</td></tr> <tr><td>Pteridospermae</td></tr> <tr><td>Gymnospermae</td></tr> <tr><td>Angiospermae</td></tr> </table>	Filicales	}	Spermophyta	Pteridospermae	Gymnospermae	Angiospermae
Filicales	}	Spermophyta					
Pteridospermae							
Gymnospermae							
Angiospermae							

Die höheren Pflanzen, die in Gruppe 3 mit aufgeführt sind, haben wir noch nicht betrachtet; abweichend von dem oben Gesagten ist die Hineinziehung der *Psilotales* in Reihe 1. Dies ist von SCOTT geschehen, weil er, wie wir S. 156 gesehen haben, die Psilotaceen, speziell *Tmesipteris* als mit den Sphenophyllen auf Grund der Fruktifikationsverhältnisse für nächst verwandt ansieht. Die Einführung dieser Gruppe in eine Reihe mit den Articulaten stört aber die Homogenität dieser Reihe sehr, und wir haben sie daher bei den *Lycopodiales* (*Lycopsida* SCOTT) aufgenommen.

Betrachten wir die Schicksale des Articulatenstammes, so haben wir es dort meist mit mikrophyllen Pflanzen zu tun, nur im Paläozoikum treten auch makrophyllen Typen auf wie Pseudobornia und die Sphenophyllen. Mit den letzteren haben zwar die gabeligen und superponierten Blätter der Protocalamariaceen unleugbare Ähnlichkeit, doch sind die Blütenverhältnisse ganz verschieden, die bei *Asterocalamites* ja mehr equisetoid sind. Die Blütenverhältnisse der Calamiten und Sphenophyllen verlieren an ihrer Verschiedenheit einmal dadurch, daß bei einigen Sphenophyllen achselständige Sporangien angegeben werden wie bei *Palaeostachya*, ferner durch das S. 183 angegebene Verhältnis bei *Palaeostachya vera*, das darauf hindeutet, daß die Calamitenblüten als aus duplizierten Blattwirteln hervorgegangen anzusehen sind, von denen meist der obere Quirl fertil ist; das Umgekehrte kam aber auch vor (auch bei *Sphenophyllum fertile*, S. 153, beide Quirle fertil), wie *Cingularia* und „Volkmannia“ *sessilis* zeigen. In den Equisetaceen hat sich der Articulatenstamm unverfälscht durch das Mesozoikum und Känozoikum bis heute erhalten. Ob irgend welche höheren Pflanzen als von ihm ausgegangen angesehen werden können, ist fraglich. Man hat mehrmals an *Ephedra*, eine eigenartige, auch in Südeuropa vorkommende Gnetaceengattung, und besonders an die Casuarinaceen gedacht, eine Dikotylenfamilie einfacher Organisation von täuschend schachtelhalmartigem Äußeren aus Australien; wir wollen jedoch nicht entscheiden, wieweit diese Spekulation wirkliche Berechtigung hat.

Wenden wir uns zu dem Stamm der *Lycopodiales*, der sich bis heute in den Lycopodiaceen (gegen früher wohl wenig veränderte Formen), den Selaginellaceen (desgl.) und den Isoëtaceen (offenbar stark reduzierte Formen) erhalten hat, im Paläozoikum aber viel reicher entwickelt war — wie das auch für die Articulaten gilt —, indem dort große baumförmige Gewächse dazugehörten: die Lepidophyten. Wir haben die Verwandtschaftsverhältnisse dieser mit den heute lebenden *Lycopodiales* S. 238 bereits näher betrachtet und gesehen, daß trotz äußerlich großer Verschiedenheit besonders *Isoëtes* speziell mit den Sigillarien näher verwandt vorzustellen ist als irgend ein anderes lebendes oder fossiles Gewächs; man möchte ihn fast als „gestauchte Sigillarie“ bezeichnen.

Die *Lycopodiales*-Reihe gewährt aber ein besonderes hohes phylogenetisches Interesse wegen der möglichen Abstammung der Koniferen von ihnen, worauf wir auch schon (u. a. S. 241) hingewiesen hatten. POTONIÉ und SEWARD haben diesen Standpunkt vertreten (vgl. z. B. POTONIÉ, Lehrb. 1. Aufl. S. 320). Er weist darauf hin, daß sich der Koniferenzapfen am besten von dem Lepidophytenzapfen ableiten läßt, wobei die Ligula mit der Fruchtschuppe, die Deckschuppe mit dem Sporophyll zu homologisieren wäre. Es ist unleugbar, daß durch die Entdeckung samentragender Lepidostroben (*Lepidocarpon*) diese Anschauung noch mehr für sich gewonnen hat als früher. *Lepidocarpon* kann man bis zu gewissem Grade als einen Zapfen mit einsamigen Schuppen ansehen, wie wir sie bei den sehr alten Araucarieen (schon *Walchia*) kennen. Indes liegen bei der Durchführung des Vergleichs im einzelnen doch noch bedeutende Schwierigkeiten vor. Auch unter den Botanikern herrscht ja über die morphologische Deutung der Zapfenschuppen der Koniferen noch keineswegs Einigkeit; während wir bei der Ableitung der Zapfenschuppen von der Anschauung dieser als duplizierter Blätter (wie auch bei *Cingularia* u. a. bekannt) ausgehen würden, denken sich andere Frucht und Deckschuppe aus einem zwei-blättrigen Sproß (Fruchtschuppe in der Achsel der Deckschuppe) entstanden. Wir wollen hier nur noch darauf hinweisen, daß die Ableitung der Koniferen von den *Lycopodiales* aber nicht nur mit Rücksicht auf den Zapfen recht plausibel ist, sondern daß beide auch habituell viel Übereinstimmendes zeigen, sind doch die Koniferen offensichtlich eine mikrophylle Gewächsgruppe.

Bevor wir zu den anders gearteten Anschauungen von SCOTT hierüber übergehen, betrachten wir die Verwandtschaftsverhältnisse der paläozoischen *Cordaïtales*. Diese im ganzen ziemlich isoliert dastehende Gruppe der Gymnospermen findet durch die *Poroxyla*, *Pitys* und andere halb zu den Pteridospermen (durch zentripetales Xylem) neigende Formen Anschluß an diese, von denen sie die mehr zapfenartigen Blüten und die Art der Blätter trennen. Von besonderem Interesse haben sich in

dieser Frage die *Mesoxyla* erwiesen, von denen S. 254 die Rede war, besonders nachdem bei ihnen cordaitoide Blüten nachgewiesen sind.

Andererseits haben diese Gymnospermen unleugbare Beziehungen zu den Ginkgophyten, bei denen ja früher mehrfach auch Vertreter mit bandförmigen Blättern nachgewiesen wurden. Daß betr. der Homologisierung der Cordaitenblüten mit den entsprechenden Ginkgophytenorganen wiederum Schwierigkeiten entstehen und demgemäß verschiedene Anschauungen vertreten werden, hatten wir S. 252 gesehen.

Durch die Art der Blätter, die recht wohl mögliche Homologisierung der Cordaitesblüte mit der von Ginkgoaceen spricht sich jedenfalls eine nähere Verwandtschaft beider Gruppen aus; gibt es doch eine Anzahl von Blättern, bei denen man zwischen der Wahl der *Cordaïtales* und Ginkgophyten schwankt, und diesem Umstande verdankt auch die verbreitete, wenn auch z. T. von uns nicht geteilte Anschauung ihren Ursprung, daß im Mesozoikum noch *Cordaïtales* gelebt haben (S. 256).

Auch mit den Cycadophyten zeigen die Cordaiten Berührungspunkte, besonders in der Diploxylie der Blattbündel, von der früher die Rede gewesen ist. Die Cycadophyten leiten sich aber offenbar von filicoïden Urahnern her, worauf besonders die engen Beziehungen zwischen ihnen und gewissen Pteridospermen hinweisen. Der Bau der Samen weist bei den Ginkgophyten und Cordaiten enge Beziehungen auf (Besitz einer Pollenkammer u. a.) und erinnert zugleich an den vieler Pteridospermen.

Wenden wir uns nunmehr dem makrophyllen Pteridophytenstamm, den *Filicales* zu. Dieser Pflanzenstamm weist außer den homosporen, zahlreichsten eigentlichen Farnen gleich den *Lycopodiales* (und auch den Articulaten) heterospore Gruppen auf in den *Hydropterides*, die Marsiliaceen und Salviniaceen, die in der Botanik seit langem eine wichtige Rolle in der Frage der Homologisierung der Samenpflanzen mit den Archegoniaten spielen (s. S. 125). Äußerlich weichen diese Formen stark von den eigentlichen Farnen ab und sind offenbar eine ebenfalls ziemlich selbständige Sippe, die sich schon im Mesozoikum nachweisen läßt; eine größere Rolle ist ihr aber unter den Fossilfunden nicht beschieden. Um so zahlreicher sind fossil die echten Farne vertreten, über deren hohes geologisches Alter wir eben noch gesprochen hatten. Sie sind ein uralter Pflanzenstamm, dessen Angehörige schon im Karbon zweifellose Verwandtschaftsbeziehungen zu einzelnen lebenden Farnfamilien aufweisen, worüber wir nach dem S. 37 ff. Gesagten uns hier nicht weiter auszulassen brauchen. Als eine sehr alte Gruppe davon gelten die eigenartigen *Inversicatenales* (Zygopterideen und Botryopterideen, *Primofilices*), die schon im Paläozoikum ausstarben (S. 113 ff.).

Der Paläobotanik verdanken wir die Entdeckung einer für die Frage der Fortentwicklung der *Filicales* sehr wichtigen Gewächsgruppe,

die, obwohl in vielem vollständig farnartig, vermöge ihrer Fortpflanzungsorgane zu den Gymnospermen gestellt werden muß: der schon oft erwähnten *Cycadofilices* oder *Pteridospermae*. Im Laub, in der Anatomie der Rhachiden vollständig farnartig, zeigen sie durch den Besitz von Samen und gymnospermen Charakteren (Dickenwachstum der Stämme, z. T. der Blattspuren im Stamm) in den vegetativen Organen Hinneigung sowohl zu den *Filicales* wie zu den Gymnospermen. Dem Bau der Samen nach erinnern sie durch den Besitz einer Pollenkammer, durch die Art der Gefäßbündelverteilung stark an Cycadeen-, Cordaiten- und Ginkgosamen. Über die männlichen Fruktifikationsorgane ist man schlechter unterrichtet als über die weiblichen, kann aber jedenfalls so viel sagen, daß manches, was früher als Farnsporangium passiert ist, solche Organe darstellt, wiewohl man über die Zusammenhänge solcher Mikrosporangien mit bestimmten Samen und Belaubungsformen von Pteridospermen noch sehr wenig orientiert ist.

Abgesehen von den Beziehungen zu den Farnen, die unleugbar die engsten sind, stehen die Pteridospermen unter den Gymnospermen den Cycadophyten am nächsten. Es ist wohl möglich, daß sich unter den mesozoischen, früher als Farne angesehenen, jetzt als Gymnospermen, in erster Linie Cycadophyten, geltenden Blattformen, die S. 144ff. behandelt sind, auch solche von Pteridospermen befinden. Man hat jedoch bis jetzt noch keinen bestimmten Anhalt dafür, daß sich die Pteridospermen über das Paläozoikum hinaus erhalten haben. Außer im Samenbau haben speziell die Medulloseen im Stammbau, Rhachidenbau, der Diploxylie der Leitbündel, die meisten Anklänge an die Cycadeen; bei manchen Medullosen treten sogar mehrere Holzringe auf, die sich nach Art des *Cycas*-Dickenwachstums ausgebildet zu haben scheinen. Die Fruchtblätter von *Cycas* lassen sich mit denen einiger *Cycadofilices* sehr gut homologisieren. Bei *Cycas* treten sie in Form metamorphosierter Blätter auf, denen die Samen ansitzen; in ganz ähnlicher Art sitzen nach GRAND'EURY bei *Pecopteris Pluckenetii* die Samen an (der Blattunterseite), während sonst bei Pteridospermen die samentragenden Organe bald stark metamorphosiert erscheinen, bald noch sterile Blättchen tragen (Fig. 90). Zapfenförmige Infloreszenzen, wie sie sonst bei den Cycadeen die Regel sind, fehlen anscheinend den Pteridospermen. Daß letztere mit den Cordaiten, auch mit den Ginkgophyten ebenfalls Beziehungen hatten, war schon hervorgehoben worden; hierbei kommen als vermittelnde Formen die *Poroxylla*, *Mesoxyla*, *Pitya* u. a. Formen in Frage.

SCOTT (Studies, 2. Aufl., S. 65) leitet nun auch die Koniferen, die wir mit dem *Lycopodiales*-Stamm in Verbindung gebracht hatten, von den Pteridospermen ab; er findet zunächst, daß die *Cordaitales* engere Beziehungen zu den *Cycadofilices* haben, worin wir mit ihm ganz übereinstimmen. Dann findet er auf Grund der Übereinstimmung der Ana-

tomie des Holzkörpers des Stammes, von Beziehungen der Blätter und männlichen Organe der *Cordaitales* mit denen der Araucarien engere Verwandtschaftsverhältnisse dieser mit jenen. Hierzu mag noch — außer dem vorn S. 246 Gesagten — bemerkt werden, daß die Übereinstimmung der Holzanatomie (araucarioider Bau) nicht im Sinne einer näheren Verwandtschaft beider Gruppen gedeutet oder ausgenutzt werden kann, da der araucarioide Bau des Cordaitenholzes lediglich der allgemeinen Erscheinung im Paläozoikum sich anschließt, daß alle Gymnospermen damals und noch viel später (Rotliegend, Zechstein) durchweg araucarioiden Bau des Holzkörpers aufweisen, unbeschadet ihrer sonstigen Verwandtschaft. Der araucarioide Holzbau ist eben die primitivste Hoftüpfelung, die der älteren treppenförmigen und netzigen Verdickung der Tracheiden am nächsten steht.

Mit den Araucarien fällt dann für SCOTT der ganze Koniferenstamm (phylum) in die Fortsetzung der *Pteropsida*-Reihe.

Von Gymnospermengruppen spielt, wie wir S. 292 und 347 gesehen hatten, phylogenetisch dann noch die Cycadophytengruppe eine Rolle, besonders da in ihr die *Bennettitales* enthalten sind. Die Beziehungen dieser sind einesteils durchaus cycadoide; der Aufbau der vegetativen Organe, die Blätter weisen dahin. Ganz abweichend sind aber die z. T. zwitterigen Blüten, die zwar im einzelnen sehr verschieden, doch einem gemeinsamen Grundplan folgen. Bei den Blüten zeigt das Androeceum bemerkenswerterweise noch filicoide Charaktere (Fig. 229), und man hat die Staubbeutel von *Cycadeoidea* (und von *Cycadocephalus*) mit Marattiaceen-Synangien (Sori) passend homologisiert. Das Gynoeceum, von sehr charakteristischer Struktur, ist dagegen durchaus gymnosperm. Der Gesamtplan der Blüten, besonders der zwitterigen, ist, wie wir u. a. S. 292 gesehen hatten, bis zu hohem Grade angiospermenartig und würde dann Familien aus den *Polycarpicae* der Dikotylen am nächsten stehen. Im einzelnen erheben sich aber bei der Ableitung und Vergleichung der Blüten wieder bedeutende Schwierigkeiten, die verschiedene Forscher durch Annahme hypothetischer Zwischenformen zu überbrücken versucht haben. Wir hatten hierüber auch schon S. 293 gesprochen. Das zeitliche Auftreten der Bennettiteen im Vergleich zu den Angiospermen macht eine Ableitung solcher von ihnen jedenfalls durchaus möglich, da sie kurz vor dem Auftreten der Angiospermen oder in der Zeit der ältesten Vertreter dieser aussterben, nachdem sie noch in der Unterkreide eine hohe Blütezeit erlebt hatten. Da die Angiospermen jedoch ungefähr „gleichzeitig“ — cum grano salis — an den verschiedensten Punkten der Erde aufgetaucht zu sein scheinen, und „gleichzeitig“ immer recht verschiedene Gruppen erscheinen, so ist es unwahrscheinlich, daß die Angiospermen überhaupt monophyletisch sich entwickelt haben. Unter den ältesten Angiospermen befinden sich z. B. unzweifelhaft

Magnoliaceen, Monochlamydeen („Kätzchenträger“) und auch echte Monokotyledonen. Mag man für die Magnoliaceen, wie wir es früher als möglich hingestellt hatten, die Ableitung von den Bennettiteen annehmen, so ist damit die Frage der Ableitung aller Dikotylen noch nicht erledigt, insbesondere für die ebenfalls sehr alten Monochlamydeen, wohl auch noch für andere Dikotylenstämme kann eine andere Herkunft in Frage kommen, über die wir noch nichts Genaueres aussagen können. Man braucht darüber durchaus nicht unbefriedigt oder verwundert zu sein, denn es gibt im Mesozoikum offenbar zahlreiche Gymnospermentypen, deren Fruktifikationen wir noch gar nicht kennen und die uns vielleicht eines Tages neues Licht oder neue Anregungen in dieser Beziehung geben werden. Ebenso können sich die Monokotylen, von denen ja einzelne Familien wie die *Helobiae* zwar gerade wieder zu den *Polycarpicae* unleugbare Beziehungen haben, im allgemeinen als besonderer Stamm (oder Stämme?) entwickelt haben. Sie erscheinen gleichzeitig mit den Dikotylen, ihre fossilen Reste sind aber im einzelnen so gering und z. T. nicht näher deutbar, so daß uns die Paläontologie in bezug auf das Alter der einzelnen Familien dieser im Stiche läßt. Es liegt dies zum großen Teil an der meist krautigen Natur der Angehörigen dieser Gruppe; auch unter den dikotylen Pflanzenfossilien findet man ja allermeist solche von Bäumen und Sträuchern. Einiges Nähere über die beiden Angiospermengruppen hatten wir S. 347 und S. 439 bereits mitgeteilt.

Bleiben also auch bezüglich der Phylogenie und der Zusammenhänge der lebenden und fossilen Pflanzengruppen noch viele Lücken offen, so hat doch die Paläobotanik in dieser Hinsicht eine Anzahl recht interessanter Formen und Tatsachen bereits ans Licht gebracht, von denen man sich bloß bei Berücksichtigung der lebenden Pflanzenwelt nichts träumen lassen würde. Es ist heute unerläßlich, bei phylogenetischen Betrachtungen auch von den Tatsachen der Paläontologie hinreichend Kenntnis zu nehmen, man kann aber leider namentlich in Deutschland nicht behaupten, daß dies genügend geschieht, da die Paläobotanik sowohl von botanischer als von geologischer Seite oft recht stiefmütterlich behandelt wird. Speziell in Deutschland muß man dies gelten lassen, während in anderen Ländern, wie England und Amerika die Paläobotanik sich eine weit geachtete Stellung erworben hat. Als charakteristisch für die Stellung mancher Botaniker in Deutschland zur Paläobotanik möchte ich ohne Kommentar hier eine Stelle aus einem Artikel in der Naturwiss. Wochenschr. (1918, S. 105) zitieren: „Solche Zeugnisse (i. e. fossile Pflanzenreste) finden sich bei uns sehr spärlich, während besonders in England die Verhältnisse viel günstiger liegen.“  
*Difficile est, satiram non scribere.*

## Geschichtliches<sup>1)</sup>

Die Kenntnis fossiler Pflanzen scheint schon sehr alt zu sein, wenn sie auch die Naturbeobachter weniger interessiert haben als die tierischen Fossilien. Schon den Naturphilosophen des griechischen Altertums scheinen solche bekannt gewesen zu sein da (nach ZITTEL, Geschichte der Geologie und Paläont. 1899, S. 3) schon XENOPHANES (614 v. Chr.) „Lorbeerblätter“ in den Gesteinen von Paros gekannt haben soll. Ob THEOPHRAST, der Schüler des Aristoteles († 287 v. Chr.), der Kohlen sehr wohl kannte, auch Pflanzenfossilien näher gekannt hat, ist zweifelhaft. Doch müssen aufmerksamen Beobachtern solche wohl aufgefallen sein. Wir können diese ältesten Zeiten hier übergehen. Im scholastischen Zeitalter hatte man für Naturbeobachtung keinen Sinn, und so ist aus dessen Zeit in Europa nichts Nennenswertes über die Versteinerungskunde überhaupt zutage gekommen. Unter den Arabern, die sich mehr mit mathematischen Studien beschäftigten, ist besonders der Übersetzer und Erläuterer des ARISTOTELES AVICENNA (980—1037) zu erwähnen, der eine besondere schöpferische Kraft (*vis plastica*) in der Erde annahm, die im Urschlamm die in den Erdschichten sich findenden Versteinerungen hervorgebracht habe. Andere Naturkundige wie ALBERTUS MAGNUS († 1280) schlossen sich dieser Meinung an; noch andere hielten die Versteinerungen für bloße Naturspiele, Zufallsgebilde (*lusus naturae*), und noch bis ins 18. Jahrhundert hinein findet man Anhänger dieser Anschauungen. Inzwischen aber waren doch vorurteilslose Forscher zu der richtigen Erkenntnis vorgedrungen, die wir übrigens schon bei den alten Griechen z. T. vorfinden (z. B. XENOPHANES [614 v. Chr.], XANTHOS und HERODOT [500 v. Chr.]), daß die Versteinerungen wirklich Reste früher lebender Organismen seien und daß man aus ihrem Vorkommen auf frühere Land- bzw. Meeresbedeckung der Fundorte schließen könne. Solche Männer waren LIONARDO DA VINCI († 1519), FRACASTRO (1517) und PALISSY (1580), nach dem unsere *Palissy* ihren Namen trägt. Nachdem die Kirche die Organismennatur der Versteinerungen anerkennen mußte, wurde ihr „Untergang“, ihre Einbettung in frühere Schichten, mit Vorliebe mit der biblischen Sintflut in Verbindung gebracht, und das erste größere Werk, das sich ausschließlich mit fossilen Pflanzen beschäftigt, SCHEUCHZERS Herbarium diluvianum (1709, 2. Aufl. 1723) bezeugt dies schon in seinem Titel; Diluvium hieß ja damals soviel wie Sintflut. Ein anderer deutscher Naturkundiger beschäftigte sich ebenfalls mit Vorliebe mit Pflanzenabdrücken und schrieb ein Buch über den Versteinerungsprozeß bei den Kieselhölzern (CHR. FR. SCHULTZE, um 1754). Die Abbildungen SCHEUCHZERS von Pflanzenfossilien und auch die anderer Zeitgenossen sind z. T. so gut, daß man die betreffenden Pflanzen heute noch identifizieren kann, wie z. B. auch in VOLKMANN'S Silesia subterranea und MYLIUS' Memorab. Saxoniae subterraneae (1720). Nach VOLKMANN heißt ein früher gebräuchlicher Name von Calamitenblüten (*Volkmannia*). Durch seine trefflichen farbig kolorierten Abbildungen ragt das KNORR und WALCH'sche Werk hervor, nach denen unsere als *Knorria* und *Walchia* bekannten Pflanzenfossilien benannt sind. Die Art der Namengebung in allen diesen Werken hatte jedoch noch wenig Wissenschaftliches im heutigen Sinne an sich; eine als wissenschaftlich zu bezeichnende Benennung und Bearbeitung findet man zum ersten Male in SCHLOTHEIMS „Beschreibung merkwürdiger Kräuterabdrücke“ (1804), wie *Filicites muricatus* (= *Mariopteris mur.*), *Asterophyllites equisetiformis* usw., Namen, die binäre Nomenklatur

<sup>1)</sup> Da mir von verschiedenen Seiten die geschichtlichen Andeutungen vorn S. 2 als gar zu dürftig bezeichnet wurden und ich ebenfalls beim Beginn meiner Studien einen derartigen Abschnitt oft vermißt habe, so bringe ich hier eine etwas ausführlichere Darstellung.



zeigen und wenigstens, sei es als Gattungs-, sei es als Artnamen noch heute bestehen und für den guten Blick SCHLOTHEIMs Zeugnis ablegen. Einen großen Fortschritt stellt das seit 1820 erschienene Werk des Grafen C. v. STERNBERG dar (1820—38), das mit prächtigen kolorierten Tafeln versehen ist; STERNBERG hat später Botaniker wie PRESL (für die Farne) und CORDA (für die strukturbietenden Pflanzenteile) herangezogen (nach diesem wurden die Cordaiten genannt). Ungefähr um dieselbe Zeit begann A. BRONGNIART, der geniale französische Botaniker, seine paläobotanischen Veröffentlichungen. 1822 erschien bereits seine „Classification“ und als Vorläufer seiner „Histoire des végétaux fossiles“ (1828—38) der „Prodrome d'une hist. d. v. f.“ (1828). Das BRONGNIARTsche Werk muß als ein Markstein in der Geschichte der Paläobotanik bezeichnet werden, es ist leider (T. II) unvollendet geblieben. BRONGNIART zog zum Vergleich in weitem Maße lebende Pflanzen heran und schuf so für die Paläobotanik eine wissenschaftliche Grundlage. Auch mit der inneren Struktur der fossilen Pflanzen auf Grund verkieselter Reste befaßte er sich später, wie seine 1839 erschienene Schrift über die Struktur von *Sigillaria elegans*, *Lepidodendron* usw. bezeugt.

In England hatten bald darauf LINDLEY (als Botaniker) und HUTTON (als Geologe) sich der britischen Pflanzenfossilien angenommen; ihre „Fossil flora of Great Britain“ erschien von 1831 bis 1837 in 3 Bänden. Dann aber traten auch wieder deutsche Forscher auf den Plan. Schon 1828 war eine Abhandlung über die Psaronien von B. SPRENGEL und 1832 die Dendrolithen von COTTA erschienen. Das Verdienst jedoch, die Paläobotanik in fast allen ihren Zweigen in Deutschland gefördert und grundlegende Forschungen darüber niedergelegt zu haben, gebührt unstreitig H. R. GÖPPERT in Breslau († 1884), dessen „Fossile Farnkräuter“ 1836 und die „Gattungen fossiler Pflanzen“ 1841 erschienen. Die Fundstätten seiner schlesischen Heimat lieferten ihm dauernd reiches Material; er dehnte seine Untersuchungen aber auch auf Material aus fremden Erdteilen aus. In langer Reihe erschienen bis zu seinem Tode zahllose Arbeiten von ihm aus unserem Gebiet; er war auch der erste, der sich der bis dahin stark vernachlässigten Tertiärflora annahm (Schlesien, Java u. a.). Ein Lieblingsgebiet bildeten für ihn auch die fossilen Koniferenhölzer, über die er schon 1841 ein Werk veröffentlichte. Auch über die Bildung der Kohlen hat er musterhafte Untersuchungen angestellt. Verfolgen wir zunächst die deutsche Paläobotanik weiter, so sind hier seine Schüler STENZEL, ferner CONWENTZ zu nennen, ersterer schon um 1850 Mitarbeiter von GÖPPERT, letzterer besonders als Bearbeiter der Bernsteinpflanzen bekannt, über die GÖPPERT selbst noch kurz vor seinem Tode sich verbreitet hatte. Um die Mitte des vorigen Jahrhunderts beginnen die Arbeiten des Botanikers A. SCHENK, der sich anfangs namentlich mit mesozoischen Pflanzen beschäftigte („Flora der Grenzschichten des Keupers und Lias in Franken“ 1867), aber auch paläozoische Pflanzen und später tertiäre in den Bereich seiner Betrachtung zog. In seiner „Paläophytologie“ (Handbuch der Paläontologie von ZITTEL, B. II) ist besonders auch die kritische Würdigung der Tertiärpflanzen grundlegend zu nennen. Von seinen Schülern nennen wir nur FELIX, der sich namentlich mit strukturbietenden Pflanzen befaßte. Außer einigen anderen älteren deutschen Forschern wie GUTBIER, H. B. GEINITZ, GOLDENBERG u. a. ist dann besonders der Botaniker Graf SOLMS-LAUBACH zu nennen, dessen Veröffentlichungen etwa von 1880—1914 fallen, dem Jahr seines Todes. Er interessierte sich für die fossile Flora vor allem vom botanischen Standpunkt aus. Seine bedeutende „Einleitung in die Paläophytologie“ (1887) hat leider bei uns weniger Beachtung gefunden als im Auslande.

Nächst diesem wäre E. WEISS zu nennen, der mehr für die geologische Seite der Paläobotanik interessiert war und sich ausschließlich mit paläozoischen Pflanzen beschäftigte; außer der Bearbeitung verschiedener Permokarbonfloren verdanken wir ihm subtile Studien besonders über die Calamiten und Sigillarien, von denen sein letztes

Werk erst nach seinem Tode von STERZEL herausgegeben wurde (1893). Dieser († 1914) befaßte sich namentlich mit der fossilen paläozoischen Flora von Sachsen, aber auch anderer deutscher Gebiete (Baden, Harz). Noch nach seinem Tode ist über die sächsische paläozoische Flora ein größeres zusammenfassendes Werk von ihm erschienen.

Zu den bedeutendsten Vertretern der deutschen Paläobotanik gehörte H. POTONIÉ († 1913), der Verfasser der 1. Aufl. dieses Lehrbuchs, der sich namentlich mit der Steinkohlenflora beschäftigte und sie sowohl von der botanischen wie von der geologischen Seite anfaßte. Zu ersterer brachte ihn seine Natur als Botaniker, die sich auch in der bevorzugten Behandlung phylogenetischer Fragen („Perikaulomtheorie“) aussprach. Die zweite Seite brachte schon seine Stellung mit sich. Die Gliederung der Steinkohlenschichten nach der Flora hat er besonders kultiviert und damit auch die praktische Seite der Paläobotanik ausgebaut. Diese führte ihn dann auch zur Beschäftigung mit der Entstehung der Kohle. Nach dem Tode von SOLMS, STERZEL und POTONIÉ ist leider die Zahl der deutschen Paläobotaniker sehr gelichtet. Wir nennen als Kenner der Tertiärflora J. MENZEL (Dresden), dessen Arbeiten die seines verstorbenen Landsmannes ENGELHARDT bedeutend überragen, und als Erforscher der Diluvialflora C. A. WEBER (Bremen).

Wir haben im vorigen natürlich nur eine Auswahl der wichtigeren und bekannteren deutschen Forscher gegeben und tun dasselbe nunmehr bei der Betrachtung der paläobotanischen Forschung in anderen Ländern. Kehren wir zunächst wieder zu Frankreich zurück, so haben wir dort vor allen Dingen den MARQU. DE SAPORTA zu nennen, dessen Arbeiten sich meist auf dem Gebiet der känozoischen Flora bewegten der aber auch die mesozoischen Pflanzen sehr gut kannte, wie u. a. der 4bändige, von ihm bearbeitete Teil (*Plantes fossiles*) in ORBIGNYS großer „Paléontologie française“ beweist. Neben ihm ist zu nennen W. PH. SCHIMPER, der außer anderen paläobotanischen Schriften die Riesenarbeit übernahm, das damalige paläobotanische Wissen zusammenzufassen; das hat er in seinem 3bändigen „Traité“ (1879—82) getan, einem noch heute unentbehrlichen Nachschlagewerk. Von ihm stammt auch der erste, kleinere Teil des SCHENKschen „Handbuchs“, das wir oben erwähnten.

Gleichzeitig mit ihm und noch lange nach ihm wirkte B. RENAULT (†), der zahlreiche und sehr wichtige Werke besonders über die innere Struktur der karbonischen und permischen Pflanzen, über Kohlenstruktur usw. veröffentlichte. Seine 1898 erschienene „Flore fossile d'Autun et d'Épinac“ ist ein klassisches Zeugnis seiner mühevollen, unter schwierigen äußeren Umständen durchgeführten Untersuchungen. An ihn schließen sich die Arbeiten des Botanikers C. EG. BERTRAND an († 1917), die sich auf ähnlichen Gebieten wie die RENAULTschen bewegen. Die wichtigste Persönlichkeit auf paläobotanischem Gebiete seit BRONGNIART war in Frankreich zweifellos R. ZEILLER († 1915), dessen zahlreiche, grundlegende und mustergültige Forschungen sich meist auf die paläozoische Flora, aber auch auf die Gondwanaflora, das Mesozoikum und selbst das Tertiär bezogen. Nur wenige Forscher überschauten wie er das Gebiet und wurden den Ansprüchen an die Paläobotanik sowohl vom geologischen wie vom botanischen Standpunkt so gerecht wie er. Nicht vergessen dürfen wir den Zeitgenossen von RENAULT und ZEILLER, C. GRAND'EURY, der in jahrelanger, mühevoller Arbeit seine Beobachtungen in den Becken des französischen Zentralplateaus (St. Étienne, Gard und vielen kleineren) machte und über die französische Karbon- und Rotliegendflora in seinen Schriften eine Fundgrube für die Kenntnis vieler dortigen Pflanzen hinterlassen hat (Cordaiten, Sigillarien, Calamiten usw.). Wir gedenken noch des ebenfalls verstorbenen Botanikers LIGNIER, der außer sorgfältigen Einzeluntersuchungen durch seine oft treffende Denkweise in phylogenetischen Fragen bekannt ist. Von lebenden Forschern in Frankreich sind P. BERTRAND (Paläozoische Flora und strukturbietende Pflanzen der gleichen Periode), A. CARPENTIER und als Kenner der Tertiärflora L. LAURENT zu nennen.

In England hatten wir bereits den Beginn der wissenschaftlichen paläobotanischen Forschung mit LINDLEY und HUTTONS Werk erwähnt. Um 1831 und 1833 erschienen dort die wichtigen Abhandlungen WITHAM OF LARTINGTONS über die innere Struktur britischer Pflanzenfossilien, wo er die Benutzung der von NICOL erfundenen Dünnschliffe in die Paläobotanik einführte, was ein sehr wichtiger Fortschritt war. In der Folgezeit treten in England erst in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts eine Reihe von bedeutenden Forschern auf, die der Paläobotanik in diesem Lande zu einem viel höheren Ansehen verholfen haben als z. B. bei uns. Außer einigen weniger wichtigen Erscheinungen wie CARRUTHERS, BINNEY u. a. ist vor allem W. C. WILLIAMSON hervorragend, dessen Werk „Organisation of the fossil plants of the coal measures“ in den 70er und 80er Jahren erschien und insbesondere auf den „Coal-balls“ (Torfdolomiten) fußend, die Grundlage für alle späteren Forschungen auf diesem Gebiet bildet. Von seinen Schülern, die dieses Gebiet weiter kultivieren, ist insbesondere D. H. SCOTT zu nennen, dessen Untersuchungen auf dem gleichen Gebiet zunächst als Mitarbeiter WILLIAMSONS, nachher allein ihm eine führende Stellung auch unter den englischen Botanikern eingebracht haben. Seine bereits in mehreren Auflagen erschienenen „Studies“ sind in den Händen aller Paläobotaniker. Außer ihm sind die bedeutenden Forscher R. KIDSTON, einer der besten Kenner der Steinkohlenflora überhaupt, der sich auch im Verein mit anderen (GWYNNE-VAUGHAN †) und LANG) große Verdienste um die Untersuchung strukturzeigender Reste namentlich der älteren Floren erworben hat, und SEWARD zu nennen, ein außerordentlich vielseitiger und fruchtbarer Autor, der namentlich mesozoische Flora bearbeitet hat, aber auch ältere Floren; sein vierbändiges Werk „Fossil plants“ (1898—1919) ist das neueste moderne Handbuch unserer Wissenschaft, enthält allerdings keine Angiospermen. Mit ARBER ist vor einigen Jahren ein weiterer eifriger Paläobotaniker Englands dahingegangen († 1915), der namentlich paläozoische, aber auch mesozoische Flora bearbeitete; auch CL. REID †, der Erforscher der jüngsten fossilen Floren Englands, sei noch genannt. In England ist auch noch jetzt eine ganze Reihe von älteren und jüngeren Paläobotanikern tätig; das Vorbild WILLIAMSONS hat in England der Paläobotanik ganz andere Beachtung verschafft, als bei uns. An jüngeren sind besonders bemerkenswert F. W. OLIVER, Mss. DR. STOPES, und H. H. THOMAS.

Von den anderen europäischen Ländern betrachten wir zunächst die Paläobotanik im früheren Österreich-Ungarn. Um die Mitte des vorigen Jahrhunderts wirkten dort die besonders auf dem Gebiet der Tertiärflora tätigen Botaniker C. v. ETTINGSHAUSEN und F. UNGER; ersterer hat auch über ältere Floren Bemerkenswertes geleistet. Sind auch ihre Anschauungen über „Australische Flora in Europa“ heute abgetan, so haben doch viele ihrer zahlreichen Schriften einen bleibenden Wert. Als erfolgreicher Erforscher namentlich der schlesischen Karbonflora ist D. STUR bekannt, dessen umfangreiche, gut illustrierte karbonische Florenwerke jeder Untersucher der Steinkohlenflora benutzen muß. Außerdem wirkte in Ungarn M. STAUB. Wichtig sind besonders noch J. VELENOFSKY (Prag) mit Untersuchungen über die böhmische Kreide und Tertiärflora sowie O. FEISTMANTEL, dessen spätere Tätigkeit als Bearbeiter der ostindischen Gondwana-Flora ihm einen besonderen Platz unter den österreichischen Paläobotanikern eingeräumt hat. Nach dem Tode von M. RACIBORSKI (meist mesozoische Flora) sind heute noch F. KRASSER (Prag) und neuerdings B. KUBART tätig.

Bedeutendes auf unserem Gebiet, namentlich in der Erforschung der arktischen und antarktischen fossilen Flora, der mesozoischen Flora überhaupt haben die Schweden geleistet. An ihrer Spitze ist A. G. NATHORST zu nennen, der sich um die Erforschung nicht nur auf den eben genannten Gebieten, sondern auch auf dem der Glazialflora unvergängliche Verdienste erworben hat; ein außerordentlich vielseitiger Mann, ist er auch als Geologe hervorragend. Sein Name ist von uns bereits so oft erwähnt worden, daß uns hier wir Näheres ersparen können; daß er durch konsequente Anwendung der

Mazerationsmethode der Paläobotanik einen außerordentlichen Dienst erwiesen hat, sei noch besonders hervorgehoben. In seinem Sinne wirken oder wirkten eine Anzahl Schüler, von denen besonders sein Nachfolger TH. G. HALLE zu nennen ist. In der Erforschung der diluvialen Flora ist noch G. ANDERSSON besonders zu erwähnen.

In Rußland haben sich zwar schon ältere Paläontologen, wie EICHWALD auch der Paläobotanik angenommen; bedeutendere Leistungen auf diesem Gebiete haben aber erst MERCKLIN (fossile Holzkunde) und SCHMALHAUSEN zu verzeichnen. Erst später nahmen außer Deutsch-Russen auch eigentliche Russen an der paläobotanischen Arbeit teil, von denen namentlich M. ZALESSKY und KRYSTOFOWITSCH genannt zu werden verdienen, ersterer für paläozoische, letzterer für meso- und känozoische Flora.

Von den sonstigen europäischen Staaten hat noch die Schweiz bedeutendere Männer auf unserem Gebiet aufzuweisen. O. HEER mit seiner 7bändigen „Flora fossilis arctica“ und zahllosen Schriften über Schweizer und andere fossile Floren des verschiedensten Alters ist einer der bekanntesten Namen in unserer Wissenschaft überhaupt. Wenn auch manches in seinen Anschauungen und Bestimmungen zu beanstanden ist, so muß man doch die Vielseitigkeit und Fruchtbarkeit dieses Mannes bewundern, der auch über fossile Insekten große Veröffentlichungen gemacht hat; ihm ist ein dauernder Ruhm in der Geschichte der Paläobotanik sicher. Auch andere Schweizer haben z. T. als Mitarbeiter HEERS, z. T. später paläobotanische Untersuchungen verschiedener Art veröffentlicht (SCHRÖTER, CRAMER, LEUTHARDT, NEUWEILER).

In den andern Ländern Europas haben sich zeitweise ebenfalls eine Anzahl von Männern für die fossile Flora interessiert, wie in Italien ZIGNO, MASSALONGO u. a., in Belgien neuerdings A. RENIER; in Holland ist erst neuerdings durch die wachsende Erschließung der holländischen Kohlenvorräte größeres Interesse dafür zutage getreten (JONGMANS). Im übrigen sind etwaige paläobotanische Funde in diesen und den anderen europäischen Ländern von deutschen, französischen, englischen, schwedischen und österreichischen Forschern bearbeitet worden.

Hervorragendes ist in Nordamerika auf dem Gebiete unserer Wissenschaft geleistet worden. Während die Untersuchung fossiler südamerikanischer Floren sich an deutsche, schwedische Forscher und solche aus den Vereinigten Staaten knüpft, ist die überreiche fossile Pflanzenwelt Nordamerikas — auch von Mexiko, Britisch-Nordamerika und Alaska — in überwiegendem Maße die Domäne der Nordamerikaner geworden. Unter den älteren Autoren ist der überragende Name LEO LESQUEREUX's in allererster Linie zu nennen, neben dem andere Zeitgenossen wie der Geologe DAWSON und NEWBERRY nur eine Nebenrolle spielen. LESQUEREUX hat nicht nur paläozoische Flora („Coal flora of Pennsylvania“ 1879—1884), sondern auch im größten Umfange die Kreide- und Tertiärfloren der Vereinigten Staaten zu seinem Arbeitsfeld gemacht und eine Menge z. T. sehr umfangreicher Schriften darüber hinterlassen; auch auf die jüngsten fossilen Pflanzenreste (Torf) hat sich seine bewundernswerte Vielseitigkeit erstreckt. Er hat, von Einzelheiten abgesehen, jedenfalls als der grundlegende Forscher auf dem Gebiet der nordamerikanischen Paläobotanik zu gelten. Ihm folgten andere Forscher wie FONTAINE (meist mesozoische Flora), KNOWLTON, WARD; zu den bedeutendsten gehört noch heute dort D. WHITE, dessen Arbeiten über die Missouri-Karbonflora, über die *Glossopteris*-Flora in Südamerika und vieles andere zu den guten amerikanischen Arbeiten gehören. Einer der bekanntesten Namen ist der G. R. WIELANDS, dessen mustergültige Untersuchungen mesozoischer Floren, namentlich seine großen Bennettiteenwerke immer einen Ehrenplatz in der paläobotanischen Literatur haben werden. Über jüngere Floren sind Bearbeiter in der Person von HOLLICK und besonders E. W. BERRY vorhanden, dessen fast unbegreifliche Fruchtbarkeit noch eher im Wachsen begriffen scheint. Fast zahllos sind seine Schriften, die sich meist mit nordamerikanischer Tertiär- und Kreideflora be-

schäftigen, zu denen die unerschöpflichen Schätze der Vereinigten Staaten und neuerdings auch Südamerikas ihm das Material liefern.

Eine eigenartige Persönlichkeit bildet E. C. JEFFREY, dessen sehr beachtenswerte Untersuchungen über die innere Struktur mesozoischer u. a. Pflanzen ihn leider auf Abwege der phylogenetischen Spekulation geführt haben. Das Spekulative spielt überhaupt bei den nordamerikanischen und auch den englischen Paläobotanikern eine größere Rolle als bei uns.

Die afrikanische, asiatische und australische fossile Flora ist in bedeutungsvoller Weise mit Ausnahme von Japan meist von europäischen Forschern bearbeitet worden. Schon GÖPPERT gehört zu diesen, von denen wir noch als die wichtigsten FEISTMANTEL, SCHENK, ZEILLER, SEWARD und ARBER nennen. Nur in Japan haben sich eine Anzahl von eigenen Forschern gefunden, die wichtige Arbeiten auch auf paläobotanischem Gebiete veröffentlicht haben, wie YOKOYAMA und YABE, die die paläozoische und mesozoische Flora von Japan und Ostasien behandeln.

Im Literaturverzeichnis wird man noch weitere Namen finden, die im Vorigen nicht erwähnt worden sind.

---

## Literaturverzeichnis

(Auswahl)

### I. (Die Literatur zu den Angiospermen s. T. II; über Glazialflora s. S. 420).

- ABBADO, M., Contrib. Flora carbonif. Cina. Palaeontogr. italica, 5, 1899.
- ANDRAE, K. J., Vorweltl. Pfl. Steinkohlengeb. Rheinl.-Westf. 1865—1870.
- ANTEVS, E., Die Gattungen *Thinnfeldia* ETT. und *Dicroidium* GOTH. Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. 51, 6, 1914.
- *Lepidopteris Ottonis* u. *Antholithus Zeilleri*. Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl., 51, 7, 1914.
- Die Jahresringe der Holzgewächse und die Bedeutung derselben als klimatischer Indikator. Progr. rei botan. V, 1917, s. auch Geol. För. Förh., 1916, p. 212.
- Die liassische Flora des Hörsandsteins. Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 59, 8, 1919.
- ARBER, A., An anatomical study cone genus *Lepidostrobus*. Transact. Linn. soc. London B, 8, 6, 1914.
- ARBER, E. A. N., *Glossopteris*-Flora. Catal. Brit. Mus. 1905.
- On triassic species of the genera *Zamites* and *Pterophyllum* types of fronds etc. Trans. Linn. Soc. London B, 7, 7, 1907.
- On *Psygmorephyllum* sp. n. from the lower Carbonif. rocks etc. Trans. Linn. Soc. B, 7, 18, 1912.
- A revision of the seed-impressions of the Brit. coal-measures. Ann. Bot., 28, 1914.
- Remarks on the organisation of the cones of *Williamsonia gigas* L. H. Ann. Bot. 33, 1919.
- Prel. note foss. pl. Mt. Potts beds, New Zealand etc. Proc. R. Soc. B, 86, 1913, p. 344.
- The earlier mesoz. floras of New Zealand. New Zealand Geolog. Surv. paleontol. bull., no. 6, 1917.
- u. PARKIN, J., On the origin of Angiosperms. Journ. Linn. Soc. London, B, 38, p. 29, 1907.
- u. THOMAS, On the structure of *Sigillaria scutellata* etc. Phil. Trans. R. Soc. London, B, 200, p. 133ff., 1908.
- BANCROFT, N., Pteridosperm Anatomy etc. New Phytologist, 13, 1914.
- BEINERT, C. C. u. GÖPPERT, H. R., Beschaffenheit Verhältn. foss. Flora. Leyden 1849.
- BENNIE et KIDSTON, On the occurrence of spores in the carboniferous form. of Scotland. Proc. R. phys. Soc. Edinb. vl. 9, 1888.
- BENSON, M., *Miadesmia membranacea* BERTR. etc. Philos. Trans. Roy. Soc. B, 199, 1908.
- *Sphaerostoma ovale* etc. Transact. R. Soc. Edinb. 51, 1914.
- BERNARD s. POTONIÉ.
- BERRY, E. W., Flora Raritan Formation. Geol. Survey New Jersey, Bull 3, 1911.
- Flora in: Maryland Geol. Survey, Low. Cretac. 1911.
- Miocene fossil plants from northern Peru. Proceed. U. St. Nat. Mus. vl. 55, 1919, p. 279.
- BERRAND, C. EG., Les Bogheads à Algues. Bull. Soc. belge Géol. Pal. Hydr. VII, 1893, p. 45 ff.

- BERTRAND, C. EG., Nouvelles remarques sur le Kerosene Shale. Bull. Soc. Hist. Nat. Autun 1896.
- On the structure of the stem of a ribbed Sigillaria. Ann. Bot. 1899, 13, p. 607.
  - Ce que les coupes minces des charbons de terre nous ont appris etc. Congrès intern. mines Métall., Mécan., Géol., Liège, 1905.
  - Figures bactériif. dues à des causes diverses etc. C. R. Assoc. franç. Av. Sc. 1900.
  - Le bourgeon femelle des Cordaïtes d'après les préparations de B. RENAULT. Bull. Soc. Sc. Nancy 1911.
  - u. RENAULT, B., *Reinschia australis* et le Kerosene shale. Mém. soc. d'hist. nat. Autun, 1894.
- BERTRAND, P., Etude sur la fronde des Zygopteridées. Lille, 1900.
- Etude du stipe de l'Adelophyton Jutieri. Mém. soc. sc. Lille, 1907.
  - Sur les stipes de Clepsydropsis. C. R. Ac. Sc. Paris 16. Nov. 1908.
  - Les phénomènes glaciaires de l'époque permocarbonifère. Indications climat. fournies par la flore. Ann. Soc. Géol. Nord, 1909, p. 92.
  - L'étude anatom. des fougères anc. et les problèmes qu'elle soulève. Progr. rei bot. 4, 1911, p. 182.
  - Les fructifications de Neuropteridées. Ann. Soc. Geol. Nord 42, p. 113, 1913.
  - Relations des empreintes de Corynepteris avec les Zygopteris à structure conservée. C. R. Ac. Sc. Paris, 158, p. 740, 1914.
- BINNEY, E. W., Observ. struct. foss. plants etc. Palaeontogr. Soc. 21, 24, 25, 29, 1868 bis 1875.
- BOMMER, CH., Contrib. à l'étude du genre Weichselia. Bull. Soc. Roy. bot. Belg., Bd. 47, Brüssel 1910.
- BORNEMANN, J. G., Organ. Reste Lettenkohle Thüringen. Leipzig 1856.
- Geologische Algenstudien. Jahrb. Kgl. Preuß. Geol. L.-A. (f. 1886), 1887.
- BOWER, F. O., Origin of a landflora. London 1908.
- BRONGNIART, A., Classif. des végétaux foss. Paris 1822.
- Prodr. d'une hist. des végétaux foss. Paris 1828.
  - Histoire des végétaux fossiles. Paris 1828—1838 (unvollend.).
  - Observations sur la structure intér. du *Sig. elegans* etc. Arch. Mus. I, 1839, p. 405 ff.
  - Les graines foss. silicifiées. Paris 1886.
- CAMBIER et RENIER, Observations sur Cyclostigma Macc. KIDST. u. *Omphalophloios anglicus* STBG. Mém. Soc. géol. Belg. 40, 1912.
- CARPENTIER, A., Notes paléophytologiques etc. Revue générale botan. 31, 1919, p. 14.
- Contrib. à l'étude Carb. du Nord de la France. Mém. Soc. Géol. Nord. VII, 2, 1913.
- CASPARY s. KLEBS.
- CAYEUX, L., Les algues calc. du groupe des Girvanella et la form. des Oolithes. C. R. Acad. Sc. Paris, 150, 1910.
- COEMANS, Descript. fl. foss. terr. premier étage du Hainaut. Mém. Acad. roy. Belg. 1867.
- COMPTER, G., Foss. Flora unt. Keuper von Ost-Thüringen. Zeitschr. f. Naturwiss. 67, 1894, p. 205 ff.
- COMPTER, G., Revision foss. Keuper-Flora Ost-Thüringens. Zeitschr. f. Naturwiss., 1911, p. 81.
- CONWENTZ, H., Die foss. Hölzer von Karlsdorf am Zobten. Breslau 1880.
- Monographie der baltischen Bernsteinbäume. Danzig 1890.
- CORDA, A. J., Beitr. Flora Vorwelt, Prag 1845 (siehe auch STERNBERG).
- v. COTTA, C. B., Dendrolithen. Dresden u. Leipzig 1832.
- COULTER, J. M. u. CHAMBERLAIN, CH. J., Morphology of the Gymnosperms. Chicago 1910.
- DANNENBERG, G., Geologie der Steinkohlenlager, I. Berlin 1908.

- DEPAPE, Sur la présence du Ginkgo biloba etc. C. R. Ac. Sci. Paris 157, 1913, S. 957.  
 — et CARPENTIER, A., Présence des genres *Gnetopsis* et *Urnatopteris* etc. Ann. Soc. Géol. Nord, 42, 1913.
- CHOFFAT, P. siehe SAPORTA.
- DAWSON, J. W., Acadian Geology. London 1868.  
 — Fossil plants Devonian a. Upper Silurian Form. Canada, 1—3, 1871—1882.
- DON u. HICKLING, Parca decipiens. Quart. Journ. Geol. Soc. 1917, p. 647.
- DUNKER, W., Monogr. norddeutsch. Wealdenbildung. Braunschweig 1864.
- DUSÉN, Tertiäre Flora der Magelhaensländer, 1899. Sv. exped. till Magellansländ. 1, 4, 1899.  
 — Tertiäre Flora der Seymour-Insel. Wissensch. Ergebn. schwed. Südpolarexpedition 1901—1903. III, 3, 1908.
- ENGELHARDT, H. u. KINKELIN, P., Oberpliocäne Fauna und Flora des Untermainales. Abhandl. Senckenb. Ges. 29, 3, 1908.
- ETHERIDGE, R. jun., Fructific. of *Schizoneura australis*. Rec. Geol. Surv. New South-Wales, 7, 3, 1903.
- ETTINGSHAUSEN, C. v., Beitr. etc. Wealdenflora. Abh. K. K. Geol. R.-Anst. 1, 3, 1852.  
 — Lias und Oolithfl. Abh. K. K. Geol. R.-Anst. 1, 3, 1852.  
 — Steinkohlenflora von Radnitz. Abh. K. K. Geol. R.-Anst. Wien 1854.
- FEISTMANTEL, O., Fossil flora of the Gondwana System. 4 B.; Calcutta 1880—86.  
 — Verstein. d. böhm. Kohlenablag. Paläontogr. 1874—1876.  
 — Uhlonosné etc. Tasmánii. Prag 1890.
- FELIX, J., Untersuch. foss. Hölzer (5 Teile). Zeitschr. Deutsch. Geol. Gesellsch. 1883 bis 1896.  
 — Unters. inn. Bau westfäl. Karbonpflanzen. Abh. Geol. Spezialk. Preußen etc. VII, 3; 1887.
- FLICHE, P., Etude fl. foss. de l'Argonne. Nancy 1896.  
 — et ZEILLER, R., Note sur une florule Portlandienne environs de Boulogne s. m. Bull. Soc. géol. France 1904.
- FONTAINE, W. M., Older mesoz. Flora Virginia. Monogr. U. St. G. S. VI, 1883.  
 — Potomac or younger mesoz. fl. Monogr. U. St. G. S. XV, 1889.  
 — and WHITE, J. C., Permian and upp. carbon. flora etc. Harrisburg 1880.
- DE FRAINE, E., On the structure and affinities of Sutcliffia etc. Ann. Bot. 26, 1912, p. 1031.  
 — On Medullosa centrophilis etc. Ann. Bot. 28, 1914, p. 251.
- FRANKE s. POTONIÉ.
- FRENTZEN, K., Die Flora des Buntsandsteins Badens. Mitteil. Großh. Bad. Geol. L.-Anst. Bd. 8, 1, 1915.
- FREYBERG, Über oolithische Gesteine. Naturwiss. Wochenschr., Nr. 11, 1920.
- FRITEL, Etude sur les végétaux foss. de l'étage sparn. bassin de Paris. Mém. soc. géol. France 16, 4, 1910.
- FUJII s. STOPES.
- GARDNER, J. ST. u. ETTINGSHAUSEN, C. v., Brit. Eocene flora I. London 1879—82. II. 1883—86 von GARDNER.
- GEINITZ, H. B., Verstein. Steinkohlenform. Sachsen. Leipzig 1855.  
 — Dyas, 2. Leipzig 1862; desgl. Nachträge, 1880.  
 — u. GUTBIER, A. VON, Verstein. Zechstein u. Rotlieg. Sachsen 1848.
- GERMAR, E. F., Verstein. Steink. Wettin u. Löbejun 1844—1853.
- GLÜCK, H., Eine fossile Fichte a. d. Neckarthal. Mitt. Bad. Geol. L.-Anst. 4, 4, 1902.
- GÖPPERT, H. R., Fossile Farnkräuter. Nov. Act. Suppl., 1836.  
 — De conifer. structura anatomica, 1841.  
 — Gatt. foss. Pflanzen. Bonn, 1841—1846.  
 — Fossile Coniferen. Haarlem 1846.



- GÖPPERT, H. R., Permflora. *Palaeontogr.* 12, 1864.
- GOLDENBERG, F., Flora saraep. foss., 1855—62.
- GORDON, W. T., Structure a. affinities of *Diplolabis Roemeri*. *Transact. Roy. Soc. Edinb.* 47, 4, 1911.
- Structure a. affinities of *Metaclepsydropsis duplex* WILL. *Transact. Roy. Soc. Edinb.* 48, 1, 1911.
- GOTHAN, W., Anatomie lebend. u. foss. Gymnospermenhölzer. *Abhandl. K. Pr. Geol. L.-Anst., N. F.*, 44, 1905.
- Die foss. Coniferenhölzer von Senftenberg in MENZEL, Flora Senftenb. Braunkohlenablag. *Abh. Pr. Geol. L.-Anst., N. F.*, 46, 1906.
- Über die Wandelungen der Hoftüpfelung bei den Gymnospermen. *Sitzgsber. Naturf. Freunde*, 2, 1907.
- Die foss. Hölzer von König-Karls-Land. *Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl.* 42, 10, 1908.
- Über Braunkohlenhölzer des rheinischen Tertiärs. *Jahrb. Kgl. Pr. Geol. L.-Anst.* 30, 1, 3, 1909.
- Die fossilen Holzreste von Spitzbergen. *Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl.* 45, 8, 1910.
- Unterliassische Flora von Nürnberg. *Abh. Naturh. Ges. Nürnberg*, Bd. 19, 1914.
- Die fossile Flora des Tete-Beckens am Sambesi. *Branca-Festschrift 1914*, S. 11.
- Epiderm. einig. Neuropteriden des Carbons. *Jahrb. Kgl. Pr. Geol. L.-Anst.*, 35, 2, 2, 1915.
- u. NAGEL, K., Eine Zechsteinflora aus dem unt. Zechstein des Niederrheins. *Glückauf*, 56, 1920.
- GRAND'EURY, C., Fl. carbon. départm. Loire et du centre de la France. Paris 1877.
- Bass. houill. du Gard 1890.
- Recherches géobotaniques sur les forêts et sols fossiles etc. 1, 2, 1912, 1913.
- GUTBIER, A. VON, Abdrücke Verstein. Zwickauer Schwarzkohlengeb. 1835.
- GWYNNE VAUGHAN s. KIDSTON.
- HALLE, TH. G., Einige krautartige Lycopodiaceen usw. *Ark. f. Bot.*, 7, 5, 1907.
- Zur Kenntnis der mesozoischen Equisetales Schwedens. *Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl.* 43, 1, 1908.
- On the swedish species of *Sagenopteris* and on *Hydropterangium*. *Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl.* 45, 7, 1910.
- Mesozoic flora of Graham-Land. *Wiss. Ergebn. schwed. Südpolar-Exped. 1901 bis 1903.* 3, 1913.
- Mesozoic plant bearing deposits in Patagonia etc. *Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl.* 51, 3, 1913.
- Some xerophytic leaf-structure in mesozoic plants. *Geol. För. Förhandl.* 37, 5, 1915.
- Lower devonian plants from Rörägen in Norway. *Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl.* 57, 1, 1916.
- HEER, O., Flora fossilis Helvetiae. 1877.
- Flora fossilis arctica. Bd. 1—7, 1868—1883.
- HICKLING, The anatomy of *Palaeostachya vera*. *Ann. Bot.* 21, 1907.
- The anatomy of *Calamostachys Binneyana*. *Manch. Mem.* 54, 17, 1910, no. 17.
- HÖRICH, O., *Lyginopteris oldhamia* in POTONIÉ, *Abb. u. Beschr.* IV, 1906.
- *Phialophloios quadratus*. *Jahrb. Kgl. Pr. Geol. L.-Anst.* 35, II, 2, 1915.
- HOLDEN, R., Fossil plants from eastern Canada. *Ann. Bot.* 27, 1913.
- Cretac. *Pityoxyla* from Cliffwood. *Proceed. Amer. Akad. Arts a. Sc.* 48, 16, 1913.
- Jurassic coniferous woods from Yorkshire. *Ann. Bot.* 27, 1913.
- HOLLICK, A., Results of preliminary study of the so called Kenai-flora of Alaska. *Amer. Journ. Sc.* 4, 31, 1911.
- u. JEFFREY, E. C., Studies of cretac. conif. remains from Kreischerville, N. Y. *Mem. N. York Bot. Gard.* 3, 1909.

- HOVELAQUE, M., Recherches *Lepidodendron selaginoides*. Mém. Soc. Linn. Normandie, 1, 1892.
- HUTH, W. s. POTONIÉ.
- JEFFREY, E. C., *Araucariopitys*. Bot. Gaz. 44, 1907.
- The history, comparative anatomy a. evolution of the Araucarioxylon type. Proc. Amer. Ac. Arts Sc. 98, 1913.
- JOHNSON, T., On *Bothrodendron (Cyclostigma) Kiltorkense* Haughton. Proc. Roy. Dublin Soc. 34, 1913.
- JONGMANS, W., Beitr. Kenntn. *Calamites undulatus* STBG. Med. Rijks-Herbarium Leiden 1910.
- Anleitung zur Bestimmung der Carbonpflanzen von Westeuropa. s'Gravenhage 1911.
- *Sphenophyllum charaeforme* n. sp. Ann. k. k. naturh. Hofmus. Bd. 26, Wien 1912, p. 449.
- Palaeobotanik. Kultur der Gegenwart. III, IV, 4, 1914, S. 396.
- u. KUKUK, P., Calamarien, Rhein.-Westf. Kohlenbecken. Leyden 1913.
- s. KIDSTON.
- KAISER, P., Die fossilen Laubbölzer. Wissensch. Beitr. Progr. Realgymn. Schönebeck a. E., 1890.
- KALKOWSKY, E., Oolith u. Stromatolith im nordd. Buntsandstein. Zeitschr. D. Geol. Gesellsch., Bd. 60, 1908, S. 68.
- KERNER, F. v., Karbonfl. des Steinacher Jochs. Jahrb. k. k. Geol. R.-Anst. 47, 2, 1897, S. 365.
- KIDSTON, R., Affinities of the genus *Pothocites* etc. Ann. u. Mag. Nat. History 1883, p. 297.
- On some little-known Lycopods etc. Ann. a. Mag. Nat. Hist., 16, 1885.
- Catal. paleoz. Plants Brit. Mus. London 1886.
- Fossil flora Radstock series. Trans. Roy. soc. Edinb., vl. 33, 2, 1887.
- Various divisions carbon. rocks etc. Proc. R. phys. soc. Edinb. 12, 1894.
- Fossil flora Yorkshire coalfield. I. Trans. Roy. soc. Edinb. 38, 2, 1896, II. ibid. 39, 1, 1897.
- On the fructification of *Neuropteris heterophylla*. Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 197, 1904.
- On the internal structure of *Sigillaria elegans* of BRGT.s hist. végét. foss. Trans. Roy. Soc. Edinb. 41, III, 1905.
- Microsporangia of the Pteridospermae etc. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, 198, 1906.
- Végét. houillers Hainaut belge. Mém. Mus. R. d'hist. nat. Belgique, 4, Brüssel 1911.
- On the foss. flora of the Staffordshire coal fields. Trans. Roy. Soc. Edinb., 50, 1, 1914.
- s. BENNIE.
- u. GWYNNE-VAUGHAN, M. A., On the fossil Osmundaceae. I. Trans. Roy. Soc. Edinb., 45, 3, 1907, II. 46, 2, 1908, III. 46, 3, 1909, IV. 47, 3, 1910, V. 50, 2, 1914.
- u. JONGMANS, W., Monogr. *Calamites* Western Europe. Med. Rijks opsp. Delfst. 7, 1915.
- u. LANG, W. H., On old red sandstone plants showing structure etc. I. Trans. Roy. Soc. Edinb. 51, 3, 1917; II. Ibid. 52, 3, 1920.
- KLEBS, R. u. CASPARY, R., Flora des Bernsteins und and. foss. Harze des ostpreuß. Tertiärs. Abh. K. Pr. Geol. L.-Anst., N. F., 4, 1906.
- KNOWLTON, F. H., Foss. wood and lignite Potomac Form. U. St. G. Surv. Bull. 56, 1889.
- Jurassic Fl. Cape Lisburne Alaska. Prof. Pap. 85, U. St. G. Surv., 1914.
- s. WARD.
- KOKEN, Indisches Perm und permische Eiszeit. Neues Jahrb. Min. Festb. 1907.
- KRASSER, FR., Kreidefl. von Kunststadt in Mähren. Beitr. Palaeont. Österreich-Ungarns u. des Orients, 10, 3, 1896.

- KRASSER, FR., Die von W. A. OBRUTSCHEW usw. gesammelten Pflanzen. Denkschr. Wien. Ak. 70, 1900, S. 139.
- Foss. Pflanzen aus Transbaikalien. Denkschr. Ak. Wien, 78, 1905.
- Diagnosen der von D. Stur in der obertriadischen Flora d. Lunzer Schichten usw. unterschied. Farne. Sitzgsber. Kais. Ak. Wiss. Wien 118, 1, 1909.
- Zur Kenntnis der fossilen Flora der Lunzer Sch. Jahrb. k. k. Geol. R.-Anst. 59, 1, 1909, S. 101.
- *Williamsonia* in Sardinien. Sitzgsber. Wien. Ak. 121, 1912, S. 943.
- Männl. *Williamsonia* Sandsteinschiefer unt. Lias von Steierdorf im Banat. Denkschr. Ak. Wien, 93, 1915.
- Studien über die fertile Region der Cycadophyten aus den Lunzer Schichten usw. Denkschr. Wien. Ak. 94, 1917, S. 489; 97, 1919, S. 1.
- KRAUS, G., Mikrosk. Untersuch. Bau lebend. und vorwelt. Nadelhölzer. Würzb. naturw. Zeitschr. 5, 1864.
- KRÄUSEL, R., Die fossilen Koniferenhölzer. Palaeontogr. 62, 1919.
- Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs. Jahrb. Pr. Geol. L.-Anst. Bd. 38, T. II, 1/2, 1919.
- KRYSTOFOWITSCH, A., Jurassic plants from the river Tyrma. Trav. Mus. Géol. Pierre le Grand, 8, 1915.
- Plant-remains from jurassic lake depos. of Transbaikalia. Mém. Soc. Imp. Russ. Minér. 2 sér., 1915.
- Jurassic plants from Ussuriland. Mém. Com. Géol. N. S. 56, St. Petersb. 1910.
- On the cretac. flora Sakhalin. Journ. coll. sc. Tokyo, vol. 40, 8, 1918.
- KUBART, B., Spore von *Spencerites*. Denkschr. Akad. Wien, Bd. 85, 1909, p. 83.
- Über die Cycadofilicinen *Heterangium* und *Lyginodendron* aus dem Ostrauer Kohlenbecken. Österreich. bot. Zeitschr., 1914.
- KUKUK, Unsere Kohlen. 2. Aufl. Natur und Geisteswelt, 1920.
- s. JONGMANS.
- KURZ, F., Contribuc. paleophytol. Argentina. Rev. Museo de la Plata, 1894—1899.
- LAUBY, A., Recherches paléophyt. dans le massif central. Bull. Serv. Géol. 20, 1910.
- LESQUEREUX, L., Coalflora of the carbon. form. in Pennsylvania. I—III. 1879—1880.
- LEUTHARDT, F., Keuperflora Neue Welt b. Basel. Abh. Schweiz. Palaeont. Gesellsch., 30, 1903; 31, 1904.
- LIGNIER, O., Essai sur l'évolution morphologique du règne végétale. C. R. Ass. franz. Av. Sc., 1908, p. 530.
- Végétaux fossiles de Normandie. I—VII. Mém. Soc. Linn. Normandie 1894 bis 1913 (Bennettititen, fossile Hölzer, Propalmophyllum, Juraflora).
- LINDLEY, J. u. HUTTON, W., Fossil flora of Great-Britain. 1—3. 1831—1837.
- LOTSY, J. P., Vorträge Botan. Stammesgeschichte. 3 Bde. Jena 1907—1911.
- LUDWIG, R., Foss. Pflanzenreste palaeolithische Form. usw. Palaeontogr. 17, 1869.
- MAC LEAN, R. C., A group of Rhizopods from the carbonif. period. Proc. Cambridge philos. Soc. 16, 6, 1912.
- MARION, A. F., *Doliosirobus Sternbergii* etc. Ann. Sc. Géol., Bd. 20, 1889.
- MASLEN, The structure of *Lepidostrobus*. Trans. Linn. Soc. London, B. V, 1899, p. 357.
- MENZEL, P., Gymnospermen der böhm. Braunkohlenformation I, II. Isis 1900.
- Beitr. Flora niederrhein. Braunkohlenform. Jahrb. Kgl. Pr. Geol. L.-Anst. 34, 1, 1, 1913.
- MERCKLIN, Palaeodendrol. rossicum, 1855.
- MESCHINELLI, L., Fungi fossiles in SACCARDO, Syll. fung. 1892.
- Fungorum fossilium etc. Iconographia. Vicenza 1898.
- MOUGEOT s. SCHIMPER.

- NATHORST, A. G., Bidrag till Sveriges foss. flora (Flora von Pålssjö). Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 14, 3, 1876.
- Floran vid Höganäs och Helsingborg. Sver. Geol. Undersökn. C. 29. Stockholm 1878.
  - Floran vid Bjuf. Sver. Geol. Undersökn. C. 27, 33, 85. 3 Teile. 1878—1886.
  - Nouv. observ. traces d'animaux etc. Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 21, 14, 1886.
  - Beitr. mesoz. Flora Japans. Denkschr. Akad. Wien 57, 1890.
  - Zur foss. Flora Polarländer I. 1. Palaeoz. Fl. Arkt. Zone. 2. Mesozoische Fl. Spitzbergens. 3. Oberdevonische Flora Bäreninsel. 4. Nachtr. palaeoz. Fl. Spitzbergen. Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 1894, 1897, 1902, 1914.
  - Beitr. Kenntn. mesoz. Cycadophyten. Kgl. Sv. Ak. Handl. 36, 4, 1902.
  - Oberdevon. Fl. d. Ellesmere-Landes. Rep. 2. Norw. Arct. Exped. „Fram“ 1898 bis 1902, 1, 1904.
  - Om några Ginkgoväxter fran Kolgrufvorna vid Stabbarp i Skåne. Lunds Univ. Årskr., N. F. II, 2, 8, 1906.
  - Bemerk. *Clathropteris meniscioïdes* BRGT. u. *Rhizomopteris cruciata* NATH. Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 41, 2, 1906.
  - Über *Dictyophyllum* u. *Camptopteris spiralis*. Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 41, 5, 1906.
  - Über *Thaumatopteris Schenki* NATH. Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 42, 3, 1907.
  - *Pseudocycas*, *Dictyozamites Johnstrupi*. Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 42, 5, 1907.
  - *Lycostrobos Scotti*. Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 43, 3, 1908.
  - *Nathorstia*, *Antholithus Zeilleri*. Kgl. Sv. Ak. Hdl. 43, 6, 1908.
  - *Palissya*, *Stachyotaxus*, *Palaeotaxus*. Kgl. Sv. Ak. Hdl. 43, 8, 1908.
  - Über die Gattung *Nilssonia* BRGT. usw. Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 43, 12, 1909.
  - *Williamsonia*, *Wielandiella*, *Cycadocephalus*, *Weltrichia*. Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 45, 4, 1909.
  - Neue Beiträge etc. *Williamsonia*-Blüten. Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 46, 4, 1911.
  - *Cycadocarpidium* u. *Podozamites*. Kgl. Sv. Vet. Hdl. 46, 8, 1911.
  - Einige palaeobotanische Untersuchungsmethoden. Palaeobot. Zeitschr. I, 1, 1912.
  - Zur Devonfl. d. westl. Norwegens. Bergens Mus. Aarbok. 9, 1914—15.
  - Ginkgo adiantoides im Tertiär Spitzbergens. Geol. För. Förh. 1919, p. 234.
- OLIVER, F. W., On *Physostoma elegans* Will. etc. Ann. Bot. 23, 1909.
- u. SALISBURY, E. J., On the structure and affinities of the palaeoz. seeds of the *Conostoma*-group. Ann. Bot. 25, 1911.
  - u. SCOTT, D. H., On the structure of the palaeoz. seed *Lagenostoma Lomaxi* etc. Phil. Transact. R. Soc. London, B, 197, 1904.
- OSBORN, T. G. B., The lateral roots of *Amyelon radicans* and their mycorrhiza. Ann. Bot. 23, 1909.
- PENHALLOW, D. P., On Nematophyton a. allied forms. Transact. R. Soc. Canada, 6, 4; 1888.
- PIA, J. v., Neue Studien über die triad. Siphoneae verticillatae. Beitr. Pal. Geol. Oest. u. d. Orients 25, p. 25, 1912.
- POTONÉ, H., Die fossile Pflanzengattung Tylodendron. Jahrb. Pr. Geol. L.-Anst. 1888, p. 311.
- Die Flora des Rotliegenden von Thüringen. Abh. Kgl. Pr. Geol. L.-Anst., N. F., H. 9, T. 2, 1893.
  - Die Zugehörigkeit von *Halonina*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 11, 1893.
  - Die Wechselzonenbildung der Sigillarien. Jahrb. Kgl. Pr. Geol. L.-Anst., 1894, p. 24 ff.
  - Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie. Berlin 1897—1899.
  - Foss. Pflanzen in Deutsch- und Portugiesisch-Ost-Afrika. In Bornhardt, Deutsch Ostafrika 1900.

- POTONIÉ, H., Die Silur- u. Culmflora des Harzes usw. Abh. Kgl. Pr. Geol. L.-Anst. N. F., 36, 1901.
- Foss. *Sphenophyllales*, *Equisetales*, *Lycopodiales*, *Cycadofilices*, *Filicales* etc ENGLER-PRANTL, Natürl. Pflanzenfamilien I, 4, 1901.
- Zur Physiologie u. Morphologie der foss. Farn-Aphlebien. Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 21, p. 152, 1903.
- Abbild. u. Beschreib. foss. Pflanzenreste, Lief. 1—9, 1903—1912 (mit GOTHAN, FISCHER, KOEHNE, HÖRICH, HUTH, FRANKE).
- Die Entstehung der Steinkohle, 5. Aufl., 1910.
- et BERNARD, Flore dévonienne Étage H, Prag 1904.
- u. GOTHAN, W., Paläobotanisches Praktikum, 1913.
- PRILL, W., Beiträge z. Kenntnis schles. Braunkohlenhölzer. Dissert. Breslau 1913.
- RACIBORSKI, M., Flora Kopalna. Krakau 1894.
- Permokarbonska flora. Abhandl. Akad. Krakau 21, 1891.
- RENAULT, B., Etude du genre *Myelopteris*. Mém. Ac. Sc. Paris (sav. étr.), 22, 10, 1875.
- Structure comparée d. q. tiges etc. Nouv. Archives du Muséum, 2<sup>me</sup> sér., T. 2, 1879.
- Cours de Bot. foss. Bd. 1—4. Paris 1881—1885.
- Bass. houiller et permien d'Autun et d'Épinac. Flore fossile II. Paris 1896 (I von ZEILLER).
- Rech. sur les Bactériacées fossiles. Ann. Sc. nat. Bot. 8<sup>me</sup> sér. 2, 1896.
- et GRAND' EURY, Etudes sur le *Sigillaria spinulosa*. Mém. Ac. Sc. (sav. étr.), 22, 1875.
- u. ZEILLER, R., Flore foss. Commeny. St. Etienne 1888.
- s. BERTRAND.
- RENIER, A., La flore du terrain houiller sans houille H 1a. Ann. Soc. Géol. Belg. 33, Mém., 1906.
- La méthode paléontologique pour l'étude stratigraphique du terrain houiller. Rev. Univers. des mines, métall. etc. 4<sup>e</sup> sér.; 21, 22, 1908.
- Origine raméale des cicatrices ulodendroides etc. Ann. Soc. Géol. Belg. 4<sup>o</sup>, II, 1910.
- Documents pour l'étude d. l. paléontologie terrain houiller. Lüttich 1910.
- *Calamostachys Ludwigi* CARR. Ann. Soc. Géol. Belg., 4<sup>o</sup>, 1912.
- s. CAMBIER.
- RÖHL, VON, Foss. Flora Steinkohlenform. Westf. Palaeontogr. 18, 1868.
- ROTHPLETZ, A., Über die FLYSCHFUCOIDEN usw. diatomeenführende Hornschwämme. Zeitschr. d. geol. Gesellsch., Bd. 48, 1896, p. 854.
- Über Algen und Hydrozoen im Silur von Gotland und Oesel. Kgl. Sv. Vet. Ak. Hdl. 43, 5, 1908.
- Über Kalkalgen Spongiostromen usw. Sver. Geol. Undersökn., Ca, 10, 1913.
- RUDOLPH, K., Psaronien u. Marattiaceen. Denkschr. Kais. Ak. Wien, 78, 1905.
- SALFELD, H., Fossile Landpflanzen der Rhät- und Juraform. Südwest-Deutschlands. Palaeontogr. 54, 1907.
- Beitr. Kenntn. jurass. Pflanzenreste aus Nord-Deutschland. Palaeont. 56, 1909.
- SALISBURY, E. T., On the structure and relationship of *Trigonocarpus shorensis* sp. n. Ann. Bot. 28, 1914.
- s. OLIVER.
- SAPORTA, G. de, Paléontologie française (Plantes foss.), 4 Bd., 1873—1891.
- Le monde des plantes avant l'apparition de l'homme. Paris 1879.
- et CHOFFAT, P., Flore fossile du Portugal. Lissabon 1894.
- SCHENK, A., Foss. Flora der Grenzschichten des Keupers u. Lias Frankens. Wiesbaden 1867.

- SCHENK, A., Die foss. Flora der norddeutschen Wealdenformation. *Palaeontogr.* 19, 1871.
- Foss. Pfl. in RICHTHOFEN, China Bd. 4, p. 211 ff., 1883.
  - Paläophytologie in ZITTELS Handbuch (Anfang von SCHIMPER), 1880—1890.
  - Die foss. Pflanzenreste in Handbuch der Botanik, Breslau 1888.
- SCHUCHZER, J. J., *Herbarium diluvianum*, Zürich 1709, 2. Aufl. 1723.
- SCHIMPER, F. W., u. MOUGEOT, A., *Monogr. plantes foss. grès bigarré Vosges*, 1844.
- SCHIMPER, W. Ph., *Traité de paléontologie végétale*, 3 Bde., Paris 1869—1874.
- SCHLOTHEIM, E. F. VON, *Beschr. merkwürd. Kräuterabdr.*, Gotha 1804.
- *Petrefaktenkunde*, Gotha 1820.
- SCHMALHAUSEN, J., *Beitr. zur Juraflora Rußlands. Mém. Acad. sciences Pétersbourg* 27, 4; 1879.
- *Beitr. Tertiärflora Südwest-Rußlands. Palaeontol. Abhandl. (Dames-Kayser)* 1, 4; 1883.
  - *Pflanzenreste der artinskischen u. perm. Ablag. Osten europ. Rußl. Mém. Com. Géol. St. Pétersbourg* 2, 4; 1887.
  - *Tertiäre Pfl. der Insel Neu-Sibirien. Mém. Acad. St. Pétersbourg* 37, 5; 1890.
- SCHRÖTER, C., *Die Wetzikonstäbe. Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich*, II, 1896.
- SCHUSTER, J., *Über GÖPPERTS Raumeria im Zwinger zu Dresden. Sitzber. Bayer. Ak.*, 1911.
- *Fruktif. Schuetzia anomala. Sitzber. Ak. Wiss. Wien*, 120, 1911, p. 1125.
- SCOTT, D. H., *On the structure and affinities foss. pl. from the palaeoz. rocks. Phil. Transact. R. Soc. London B.*, 189 I., 1897, p. 1—34; II., 189, 1897, p. 83 bis 106; III., 191, 1899, p. 81—126; IV., 194, 1902, p. 291—333; V., 198, 1905, p. 17—39.
- *The early history of Seed-bearing plants etc. Mem. Proc. Manch. litt. philos. soc.* 49, 3. 1905.
  - *Present position of palaeozoic botany. Progr. rei botanicae* 1, 1906, p. 139.
  - *On Sutcliffia insignis. Trans. Linn. Soc. London*, 2 Ser., VII, 4, 1906.
  - *Studies in foss. Botany, II. Aufl.*, London 1909.
  - *On a palaeozoic fern (Zygopteris Grayi WILL.). Ann. Bot.* 26, 1912.
  - *On the fertile shoots of Mesoxylon and an allied genus. Ann. Bot.* 38, 1919.
  - u. MASLEN, *Mesoxylon, a new genus of Cordaitales. Ann. Bot.* 25, p. 381, 1911.
  - s. OLIVER.
  - s. WILLIAMSON.
- SCOTT, R., *On Traquairia. Ann. Bot.* 25, 98, 1911.
- SEWARD, A. C., *Tylodendron WEISS u. Voltzia heterophylla BRGT. Geolog. Mag.*, 1890.
- *Fossil plants as tests of climate. London* 1892.
  - *Catalogue mesozoic plants. Brit. Mus., Wealden-flora* 1, 2, 1894—1895; *Jurassic flora* 1, 2, 1900—1904.
  - *On the association of Sigillaria and Glossopteris in South-Africa. Quart. Journ. G. S.* 53, 1897.
  - *Fossil plants*, 4 Bde., London 1898, 1910, 1917, 1919.
  - *Fossil floras of Cape-Colony. Ann. S.-African. Mus.* 4, 1903.
  - *On the occurrence of Dictyozamites in England etc. Quart. Journ. Geol. Soc.* 59, p. 230, 1903.
  - *Anatomy of Lepidodendron aculeatum STBG. Ann. Bot.* 20, 1906.
  - *Permocarboniferous plants of Kashmir. Records geol. Survey India* 36, 1, 1907.
  - *Jurassic plants from Chinese Dzungaria. Com. Géol. St. Pétersbourg, N. S.*, 75, 1911.
  - *The jurassic flora of Sutherland. Trans. Roy. Soc. Edinb.* 47, 4, 1911.
  - *A petrified Williamsonia from Scotland. Phil. Trans. Roy. Soc. B.* 203, 1912.
  - *Lower Gondwana plants from etc. Kashmir. Mem. geol. Survey India, N. S.*, 4, 3; 1912.

- SEWARD, A. C., Mesozoic plants Afghanistan etc. Mem. geol. Survey India, N. S., 4, 4, 1912.
- A British fossil Selaginella. New Phytol., 12, 1913.
- Jurassic plants from Cromarty etc. Transact. Roy. Soc. Edinburgh, 48, 4, 1913.
- Antarct. foss. plants. Brit. Antarct. Exped. (Terra Nova). Geology I, 1914.
- u. DALE, E., Structure and affinities of *Dipteris* etc. Phil. Transact. Roy. soc. London B, 204, 1901.
- u. FORD, S., Anatomy of Todea, with notes on the geol. history etc. Trans. Linn. soc. London B, 6, 5, 1903.
- u. FORD, The Araucarieae, recent and extinct. Phil. Trans. R. S. London B, vol. 198, 1906.
- u. GOWAN, J., The maidenhair tree (*Ginkgo biloba* L). Ann. Bot. 14, 1900.
- SINNOT, E. W., Some Jurassic Osmudaceae from New Zealand. Ann. of Bot. 28, 1914.
- SOLEREDER, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. 1898, 1908.
- SOLLAS, On the structure etc. plant Naiadita. Quart. Journ. Geol. Soc. 57, p. 307, 1901.
- SOLMS-LAUBACH, Graf zu, Die Koniferenformen des deutschen Kupferschiefers und Zechsteins. Palaeontol. Abh. Dames-Kayser, Abh. Bd. 2, 2, 1884.
- Einleitung in die Palaeophytologie. Leipzig 1887.
- Über *Stigmariopsis* GR.'EURY. Dames-Kayser, Palaeontol. Abh. VI, 5, 1894.
- Über devonische Pflanzenreste usw. Jahrb. Kgl. Pr. Geol. L.-Anst. 1894, p. 67, 1895.
- Über die seinerzeit von UNGER beschrieb. foss. strukturbiet. Pflanzenreste d. unt. Culm von Saalfeld. Abh. Pr. Geol. L.-Anst., N. F., 23, 1896.
- *Völkelia refracta*, *Steloxylon Ludwigi*. Zeitschr. Bot. 2, 8, 1910, p. 529.
- Der tiefschwarze *Psaronius Haidingeri* usw. Zeitschr. Bot. 3, 1911.
- *Tietea singularis* usw. Zeitschr. Bot. 5, 9, 1913.
- SORDELLI, F., Flora fossilis insubrica. Mailand 1896.
- STEFANI, C. D., Flore carbonifere e permiane della Toscana. Florenz 1901.
- STEINMANN, G., *Tetraplopora Remësi*, eine neue Dasyclad. a. d. Tithon Stramberg. Beitr. Geol. u. Palaeont. Öst.-Ung. usw. 15, 2, 1903.
- Zur Kenntn. foss. Kalkalgen (Siphoneae), N. J. Min. usw., 1880.
- STENZEL, C. G., Über die Staausteine. Nova Acta Acad. Leop. 24, II, 1854.
- Psaronien, in GÖPPERT, Permflora, Palaeontogr., Bd. 12, 1864—65.
- Gattung *Tubicaulis* COTTA. Biblioth. Botanica 12, 1899.
- Fossile Palmenhölzer. Beitr. Palaeont. Österr.-Ung. u. d. Orients, Bd. 16, 1904.
- Die Psaronien, Beobacht. u. Betracht. Beitr. Palaeont. Österr.-Ung. usw. 19, 1906.
- V. STERNBERG, C., Versuch geogn. botan. Darstellung der Flora der Vorwelt. 1820 bis 1838 (mit Unterstützung von PRESL, CORDA).
- STERZEL, J. T., Flora des Rotlieg. im Plauenschen Grunde. Abh. sächs. Ges. Wiss. 19, 1893.
- Flora d. Rotlieg. von Oppenau. Mitteil. Bad. Geol. L.-Anst. 3, 2, 1895.
- Karbon- u. Rotliegendfloren Großh. Baden. Mitteil. Bad. Geol. L.-Anst. 5, 2, 1907.
- Die organischen Reste des Kulms u. Rotliegenden usw. von Chemnitz. Abh. Kgl. Sächs. Ges. Wiss. 35, 5, 1918.
- STEVENSON, J. J., Formation of coal beds. Proc. Amer. Phil. Soc. vl. 50, 51, 52, 1911 bis 1913.
- STOPEs, M. C., A new fern from the Coal-measures, *Tubicaulis Sutcliffi*. Mem. Proc. Manch. Phil. Soc. 50, 10, 1906.
- Catal. Mesoz. Fl. Brit. Mus. Cretaceous flora. I, 1913; II, 1915.
- The „fern ledges“ Carbonif. Flora of St. John, New Brunswick. Ottawa 1914.
- Ancient plants. London 1910.
- Petrif. of the earliest europ. Angiosperms. Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 203, 1912.

- STOPEs, M. C., New Bennettitean cones Brit. Cretaceous. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, 208, 1918.
- u. FUJII, K., Studies on the structure and affinities of Cretaceous plants. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B 201, 1909.
- STUR, D., Silurflora Etage H h 1 Böhmen. Sitzgsber. Akad. Wien 84, 1, 1881.
- Culmflora mähr.-schles. Dachschiefer. Abh. k. k. geol. R.-Anst. 8, 1, 1875; desgl. Ostrauer Schichten ibidem 8, 2, 1877.
- Die Carbonflora der Schatzlarer Schichten. I. Farne, Abh. k. k. Geol. R.-Anst., XI, 1, 1885; II. Calamarien, ibid. XI, 2, 1887.
- STOLLEY, E., Untersuch. über Coelosphaeridium usw. Archiv Anthrop. Geol. Schleswig-Holstein, 1896.
- TENNYSON-WOODS, The Borneo Coal-fields. Nature, 1831, 1885, p. 583.
- THOMAS, H. H., On a cone of Calamostachys Binneyana, attached to leafy shoot. New Phyt. 1909, S. 249.
- On the leaves of Calamites. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B 202, 1911, p. 51.
- Jurassic Flora of Kamenka. Mém. Com. géologique, N. S. 71, 1911.
- The fossil flora of the Cleveland district. Quart. Journ. Geol. Soc. 1913.
- On some new and rare jurassic plants from Yorkshire (*Eretmophyllum*). Proc. Cambr. Phil. Soc. 17, 3, 1913.
- *Williamsoniella*, a new type of Bennettitalean flower. Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 207, p. 113, 1915.
- u. BANCROFT, N., Cuticles of some recent and fossil Cycadean fronds. Trans. Linn. Soc. B, 8, 5, 1913.
- THOMSON, R. B., Comparative anatomy a. affinities of the Araucarieae. Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 204, 1913.
- Comparative Anatomy and affinities of the Araucarineae. Phil. Trans. Roy. Soc. B, London 204, 1913.
- a. ALLIN, A. E., Do the Abietineae extend to the Carboniferous? Bot. Gaz. 53, 1912.
- VAFFIER, Étude géologique et paléontologique du carbonifère inférieure du Maconnais. Ann. Univ. Lyon, n. s. 1901.
- VELENOFSKY, J., Gymnospermen böhm. Kreideform. Prag 1885.
- WALCOTT, C. D., Precambrian Algonk. Algal Flora. Smiths. Miscell. Coll. 64, 2, 1914.
- WALTHER, J., Allgem. Palaeontologie. I, 1919.
- WARD, L. F., Sketch of Paleobotany. 5<sup>th</sup> Ann. report. U. St. Geol. Survey, 1890.
- Cretaceous form. of the Black hills as indicated by the fossil plants. (Mit JENNEY, FONTAINE u. KNOWLTON.) 19<sup>th</sup> Ann. rep. U. St. Geol. Surv., 2, 1899.
- FONTAINE, BIBBINS, WIELAND, Status mesoz. floras U. States. Monogr. U. St. Geol. Surv. 48, 1905.
- WARMING-GRÄBNER, Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie 1918.
- WATSON, D. M. S., On the ulodendroid scar. Mem. Manch. Lit. Phil. Soc. 1908 u. 1909.
- On the structure and origin of the ulodendroid scar. Ann. Bot., 28, 1914.
- On *Mesostrobus* usw. Ann. Bot. 23, 1909.
- WEBER, O., u. STERZEL, J. T., Beitr. Kenntn. der Medulloseae. 13. Ber. Naturw. Ges. Chemnitz 1896.
- WEISS, E., Flora jüngsten Steinkohlenform. u. Rotlieg. Saar-Rheingebiet. Berlin 1869—72.
- Flora Rotlieg. von Wünschendorf. Abh. Geol. Spezialk. usw. 3, 1, 1879.
- Fruktifikation von *Noeggerathia*. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. 31, 1879.
- Steinkohlen-Calamarien. I, II, Abh. Geol. Spezialk. Preußen usw. II, 1, 1876; V, 2, 1884.
- Üb. die Entwickel. d. foss. Floren in den geolog. Perioden. Zeitschr. D. Geol. Ges. Bd. 29, 1877.



- WEISS, E., Die Sigillarien preuß. Steinkohlengebiete. I. Favularien, Abh. Geol. Spezialk. Preußen usw. 7, 3, 1887; II. Subsigillarien, herausg. v. STERZEL, ibidem, N. F. 2, 1893.
- WEISS, F. E., The vascular branches of Stigmarian rootlets. Ann. Bot., 16, 1902, p. 559.
- A mycorrhiza from the lower coal measures. Ann. Bot. 18, 1904.
  - Tylo dendronlike fossil. Manch. Lit. Phil. Soc. 57, 18, 1913.
- WHITE, D., Fossil Flora of the lower coal measures of Missouri. Monogr. U. St. Geol. Surv. 37, 1899.
- Geology of Perry basin in southern Maine. Prof. pap. U. S. Geol. Surv., 1905, 35.
  - A remarkable fossil tree trunk from the middle Devonian of N. York. N. Y. St. Mus. Bull., 107, 1907, 327.
  - Fossil plants of the coal measures of Brazil. Comm. Est. Min. Carvão do Brazil 1908.
  - Stratigraphic succession etc. Pottsville-form. 20<sup>th</sup> Ann. Rep. U. St. Geol. Surv. 2, 1900.
  - The characters foss. plant *Gigantopteris* SCHENK etc. Proceed. U. St. Nat. Mus. 41, 1912.
- WIELAND, G. R., Polar climate and time, the major factor in the evolution of plants and animals. Amer. Journ. Sc. 16, 1903.
- On the Williamsonia tribe. Amer. Journ. Sc. 32, 1911.
  - Was the Pterophyllum foliage transformed into the leafy blades of Dicotyls? Amer. Journ. Sc., vl. 38, 1914, p. 451.
  - Further notes on Ozarkian seaweeds and Oolites. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 23, 19, 1914, p. 237.
  - Flora lias. Mixteca alta. Boll. Inst. geol. Mexico 31, 1914.
  - Amer. fossil cycads I, 1906; II (Taxonomy) 1916 (noch nicht benutzt).
  - A study of some americ. foss. cycads I—VIII in Amer. Journ. Sc. 7, 1899 bis 46, 1918.
  - The origin of Dicotyls. Science 48, 1918.
- WILLIAMSON, W. C., Contrib. toward the history of *Zamia gigas* L. u. H. Trans. Linn. Soc. 26, 1868.
- Organisation of the foss. plants of the coalmeasures. I—XIX. Philos. Trans. R. Soc. London 161—184, 1871—1893.
  - Monogr. of *Stigmaria ficoides*. Paleontogr. Soc. London, 1887.
  - u. SCOTT, D. H., Further observations organ. foss. plants coal measures. Philos. Transact. R. Soc. London 185 u. 186; 1895—1896.
- WILLS, L. T., The fossiliferous lower Keuper rocks of Worcestershire. Proc. Geol. Assoc. 21, 1910.
- WITHAM of LARTINGTON, Observations foss. vegetables London 1831 (Internal structure foss. vegetables etc. Edinb. 1833).
- YABE, H., Mesozoic plants of Korea. Journ. Coll. Sc. Tokyo 20, 8, 1905.
- Occurrence of the genus *Gigantopteris* in Korea. Journ. Coll. Sc. Tokyo, 23, 9, 1908.
  - Is lower carboniferous really developed in Schan-tung-China? Journ. Geol. Soc. Tokyo 1916, p. 129.
  - Geolog. a. geograph. distribution of *Gigantopteris*. Sc. Rep. Tohoku Imp. University 2. S., 4, 2, 1917.
- YOKOYAMA, M., Jurassic plants from Kaga, Hida etc. Journ. Coll. Sc. Japan III, 1889.
- Mesozoic plants from Kozuke etc. Journ. Coll. Sc. Tokyo 7, 3, 1894.
  - Mesozoic plants from Nagato. Journ. Coll. Sc. Tokyo 20, 5, 1905.
  - Mesozoic plants of China. Journ. Coll. Sc. Tokyo 21, 9, 1906.
  - Paleozoic plants from China. Journ. Coll. Sc. Tokyo 23, 8, 1908.
  - Some tertiary fossils from the Miike coal field. Journ. Coll. Sc. Tokyo 27, 20, 1911.

- ZALESSKY, M. D., Note s. l. débris végétaux terr. carbonif. de la chaîne Mugodzary. Bull. Com. géol. 28, 1909, 153.
- Sur quelques Sigillaires du Donetz. Mém. Com. Géol. 17, 3, 1902.
  - Beitr. Kenntn. foss. Fl. von Dombrowa. Mém. Com. Géol., N. S. 33, 1907.
  - Végét. foss. Bassin du Donetz. 1. Lycopodiales. Mém. Com. Géol., N. S. 13, 1904. Weitere Mitteil. über die Donetz-Flora in Bull. Com. Geol. 26, No. 134 bis 136, 1907.
  - Sur le Cordaites aequalis Göpp. sp. de Sibérie et sur son identité avec le *Noeggerathia aequalis* etc. Mém. Com. Géol. St. Petersbourg 86, 1912.
  - Etud. paléobot. I, 1911, Suppl. 1912 (Petersburg).
  - Impressions of plant bearing coal deposits of Sudschenka, Siberia. Bull. Soc. Nat. Orel, 4 (App) 1912.
  - Flora gondwanienne du bassin de la Petschora I. Bull. Soc. Oural. Am. Sc. Nat. 33, p. 24, 1913.
  - Über einen durch eine Zyanelge gebildeten Sapropel silurischen Alters (Kuckersit). Zentralbl. Mineralogie 1920, S. 77.
- ZEILLER, R., Flore houillère des Asturies. Mém. Soc. Géol. Nord, 1, 3, 1882.
- Observations sur q. cuticules foss. Ann. Sci. nat. VI, 13, 1882.
  - Fructifications de fougères terr. houiller. Ann. Sc. nat., B 6<sup>e</sup> sér. X 16, 1883.
  - Cônes de fructification de Sigillaires. Ann. sc. nat. sér. 6, Botan. 19, 1884.
  - Bassin houiller de Valenciennes, Flore fossile. Atlas 1886, Text 1888 (Paris).
  - Sur les variations des formes du Sigillaria Brardi Brgt. Bull. Soc. géol. France, 17, 1889.
  - Bass. houiller Autun et Epinac, Flore fossile, Paris 1890 (Teil II von RENAULT).
  - Bassin houiller de Brive, Paris 1892.
  - L'appareil fructif. *Sphenophyllum*. Mém. Soc. géol. France, Paléont. 11, 1893.
  - Note sur la flore fossile des gisements houillers de Rio Grande do Sul. Bull. Soc. géol. France 23, 1895, p. 601.
  - Ét. s. q. plantes foss. en particulier *Vertebraria* et *Glossopteris* des environs de Johannesburg (Transvaal). Bull. Soc. Géol. France 3<sup>e</sup> sér., 24, 1896.
  - Les provinces botaniques de la fin des temps primaires. Rev. gén. Sc., 1897.
  - Ét. de la flore ptéridologique des schistes permiers de Lodève. Bull. Mus. d'Hist. Nat. Marseille 1, 2, 1898.
  - Revue des travaux de paléontologie végétale. Revue générale de Botan. 9 (1897) bis 21 (1909).
  - Fl. foss. bass. houiller d'Héraclée. Mém. soc. géol. France Paléont. 21, 1899.
  - Élémt. de Paléobotanique Paris, 1900.
  - Note sur la flore houill. du Chansi. Ann. d. mines 7, 1901.
  - Observat. s. q. plantes foss. des Lower Gondwanas. Mem. Geol. Surv. India, N. S. 2, 1902.
  - Nouv. observations sur la flore foss. du Bassin de Kuznezk. C. R. Ac. Sc. Paris 134, 1902, p. 887.
  - Flore foss. des gîtes de charbons du Tonkin. Paris, 1902/03.
  - Bass. houiller et perm. de Blanzay et Creusot (Fl. foss.). Paris 1906.
  - Empreintes végét. du Yünnan mérid. Ann. Mines, 1907.
  - Le progrès de Paléobotanique de l'ère des Gymnospermes. Progress. rei Botanicae 2, 1907.
  - Et. sur le *Lepidostrobus Browni* (UNG) SGHIMP. Mém. Ac. Sc. Paris, 52, 1911.
  - s. RENAULT.
- ZIGNO, A. de, Flora format. oolith. 1, 2, Padua 1856—85.
- ZOBEL, A., *Marsilidium speciosum* etc. Palaeobot. Zeitschr. I, 1, p. 48, 1912.

## II. Literatur zur Angiospermenflora (von Dr. P. Menzel)

(Auswahl)<sup>1)</sup>

- ANDRAE, K. J., Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora Siebenbürgens und des Banates. Abh. d. k. k. geol. R.-Anst. II. Bd. III. Abt. Nr. 4, 1854.
- BECK, R., Das Oligozän von Mittweida mit besonderer Berücksichtigung seiner Flora. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. 1882.
- Beiträge zur Kenntnis der Flora des sächsischen Oligozäns. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. 1886.
- BERRY, EDW. W., The upper cretaceous and eocene floras of South Carolina and Georgia. U. St. geol. Surv., Prof. pap. 84, 1914 und zahlreiche Schriften dess. Verfs.
- BOULAY, N., Flore pliocène du Mont-Dore (Puy de Dome) 1892.
- BOWERBANK, J. S., A history of the fossil fruits and seeds of the London Clay. 1840.
- BUREAU, E., Études sur la flore fossile du calcaire grossier Parisien. Annuaire de la société Philomatique. 1888.
- CASPARY, R., Les Nymphéacées fossiles. Annales des sciences naturelles, 4. série, tome VI, no. 4.
- CRÉÉ, L., Recherches sur la végétation de l'ouest de la France à l'époque tertiaire. Paris 1878.
- Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora einiger Inseln des südpazifischen und indischen Oceans. Palaeontol. Abh. v. Dames u. Kays. N. F. Bd. I, Heft 2, 1889.
- DUSÉN, P., Über die tertiäre Flora der Magellansländer. Wissenschaft. Ergebnisse der schwed. Expedition nach den Magellansländern unter Leitung von Otto Nordenskjöld. Bd. I, Nr. 4, 1899.
- Über die tertiäre Flora der Seymour-Insel. Wissenschaft. Ergebnisse der schwed. Südpolarexpedition 1901—1903. Bd. III, Lief. 3, 1908.
- ENGELHARDT, H., Die Flora der Braunkohlenformation im Königreich Sachsen. Preisschr. d. fürstl. Jablonowskyschen Gesellsch. zu Leipzig XVI, 1870.
- Die Tertiärflora von Göhren. Nova acta, XXXVI, 1873.
- Tertiärpflanzen aus dem Leitmeritzer Mittelgebirge. Nova acta, XXXVIII, 4, 1876.
- Die fossilen Pflanzen des Süßwassersandsteines von Tschernowitz. Nova acta XXXIX, 7, 1877.
- Über die fossilen Pflanzen des Süßwassersandsteines von Grasseth. Nova acta, XLIII, 4, 1881.
- Über die Flora der über den Braunkohlen befindlichen Tertiärschichten von Dux. Nova acta, LVII, 3, 1891.
- Flora aus den unteren Paludinenschichten des Czapligrabens bei Podvin in der Nähe von Brod (Slavonien). Abh. Senckenb. Naturf. Ges. XVIII, 1894.
- Über neuere Tertiärpflanzen Südamerikas. Ibid., XIX, 1895.
- Die Tertiärflora von Berand im böhmischen Mittelgebirge. Abh. „Lotos“, I, 3, 1898.
- Über Tertiärpflanzen vom Himmelsberge bei Fulda. Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges. XX, 3, 1901.
- Verschiedene Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora Bosniens in: Wissenschaftl. Mitteilungen aus Bosnien und der Herzegovina, Bd. IX f., 1904 ff.
- Über tertiäre Pflanzenreste von Flörsheim am Main und Wiesek bei Gießen. Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges. XXIX, 1911.
- u. SCHOTTLER, W., Die tertiäre Kieselguhr von Altenschlirf im Vogelsberg. Abh. d. Großherz. Hess. Geol. L.-Anst. 30. V., 4, 1914.

<sup>1)</sup> Schriften, die schon in dem vorigen Literaturverzeichnis erwähnt sind, sind hier meist fortgelassen.

- ETTINGSHAUSEN, C. VON, Die fossile Flora von Wien. Abh. d. k. k. geol. R.-Anst. II, 1851.
- Die tertiäre Flora von Häring in Tirol. Ibid., II, 1853.
  - Die eozäne Flora des Monte Promina. Denkschr. Akad. Wien, VIII, 1855.
  - Die fossile Flora des Tertiärbeckens von Bilin. Denkschr. k. Akad. Wien, XXVI, XXVIII, XXIX, 1866/69.
  - Die Kreideflora von Niederschöna in Sachsen. Sitzb. d. k. Akad. Wien 1867.
  - Die fossile Flora der älteren Braunkohlenformation der Wetterau. Ibid., 1868.
  - Beiträge zur Kenntnis der Tertiärflora Steiermarks. Ibid., 1869.
  - Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora von Radoboj. Ibid., 1870.
  - Die fossile Flora von Sagor in Krain. Ibid., XXXII, XXXVII, L, 1872/85.
  - Beiträge zur Kenntnis der Tertiärflora Australiens. Denkschr. Ak. Wien XLVII, LIII, 1883/87.
  - Die fossile Flora von Leoben in Steiermark. Ibid., LIV, 1888.
  - Die fossile Flora von Schoenegg bei Wies in Steiermark. Ibid., LVII, LVIII, 1890/91.
  - Die Blattskelette der Dikotyledonen. Wien 1861.
  - u. KRASAN, F., Beiträge zur Erforschung der atavistischen Formen an lebenden Pflanzen und ihrer Beziehungen zu den Arten ihrer Gattung. Denkschr. Ak. Wien LIV—LVI, 1888/89.
- FRIEDRICH, P., Beiträge zur Kenntnis der Tertiärflora der Provinz Sachsen. Abh. z. geol. Spezialk. v. Preußen usw., IV, 3, 1883.
- FRITEL, P. H., Revision de la flore fossile des grès yprésiens du bassin de Paris. Journ. Bot. 2. sér., II, 1909.
- Observations sur la flore fossile des grès thanétiens de Vervins. Bull. Soc. Géol. France, 4. sér., X, 1910.
  - Étude sur les végétaux fossiles de l'étage sparnacien du Bassin de Paris. Mém. Soc. Géol. France, XVI, 4, 1910.
- GAUDIN, CH. TH., et STROZZI, C., Contributions à la flore fossile italienne. Mém. soc. helvet. sciences natur. 1859/62.
- GEYLER, TH., und KINKELIN, F., Oberpliozänflora aus den Baugruben des Klärbeckens bei Niederrad und der Schleuse bei Höchst a. M. Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges., XIV.
- GÖPPERT, H. R., Beiträge zur Tertiärflora Schlesiens. Palaeontogr., II, 1852.
- Die tertiäre Flora von Schoßnitz in Schlesien. 1855.
  - Die Tertiärflora auf der Insel Java. 1857.
  - Über die Flora des Quadersandsteines in Schlesien. Nova acta Acad. Leop. Carol. XI, 1842.
  - u. BERENDT, G. C., Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt. 1845.
  - MENGE, A., und CONWENTZ, H., Die Flora des Bernsteins. 1883/86.
- HARTZ, N., Bidrag til Danmarks tertiaere og diluviale Flora. 1909.
- HEER, O., Flora tertiaria Helvetiae. 1855/59.
- Beiträge zur näheren Kenntnis der sächsisch-thüringischen Braunkohlenflora. Abh. naturw. Ver. Provinz Sachsen und Thür. II, 1861.
  - On the fossil flora of Bovey Tracey. Philos. Trans. Roy. Soc. 1862.
  - Beiträge zur Kreideflora. 1868.
  - Miocene baltische Flora. Beitrag zur Naturkunde Preußens. Königsberg 1869.
  - Über die Braunkohlenflora des Zsilytales in Siebenbürgen. Jahrb. d. k. Ungar. geol. Anst. Bd. II, 1, 1872.
  - Contributions à la flore fossile du Portugal. Acad. soc. roy. sect. géol. Portugal 1881.
  - Beiträge zur fossilen Flora von Sumatra. N. Denkschr. d. schweiz. naturf. Ges. 1881.

- HOLLICK, A., The cretaceous flora of southern New York and New England. Monogr. U. St. G. S. 50, 1906.
- s. NEWBERRY.
- HOSIUS u. v. D. MARCK, Die Flora der westfälischen Kreideformation. Palaeontogr. XXVI, 1879/80.
- KELLER, R., Beiträge zur Tertiärflora der Kantons St. Gallen. Jahrb. d. St. Gall. naturw. Ges. 1890/95.
- KERNER, F. v., Kreidepflanzen von Lesina. Jahrb. d. k. k. geol. R.-Anst. 45, 1, 1895.
- KNOWLTON s. LESQUEREUX u. Teil I.
- KOVATS, J. v., Fossile Flora von Erdöbenye u. Tallya. Arb. geol. Ges. Ungarn, 1856.
- KRASAN, F., Die Pliozänbuche der Auvergne. Denkschr. Ak. Wien, LXI, 1894.
- KRASNOR, A. H., Primitiae florum tertiariae Rossiae meridionalis 1910.
- LAKOWITZ, C., Die Oligozänflora der Umgegend von Mühlhausen i. E. Abh. geol. Spezialk. Elsaß-Lothringen, V, 3, 1895.
- LANGERON, M., Contributions à l'étude de la flore fossile de Sézanne. Soc. hist. nat. d'Autun XII, 1899.
- LAUBY, M. A., Recherches paléophytologiques dans le Massif Central. Bull. Serv. carte Géol. etc. XX (125) 1910.
- LAURENT, L., Flore des Calcaires de Célas. Ann. Mus. d'hist. nat. Marseille. Ser. II. I, 2, 1899.
- Flore pliocène des Cinérites du Pas de la Mongudo et de Saint Vincent la Sabie (Cantal). Ibid. IX, 1904/05.
- Flore fossile des schistes de Menat (Puy de Dôme). Ibid. XIV, 1912.
- LESQUEREUX, L., Contributions to the fossil flora of the western territories. I. cretaceous, II. tertiary, III. cretaceous and tertiary floras. Report U. S. geolog. Survey VI, VII, VIII, 1874—83.
- Report on the fossil plants of the auriferous gravel deposits of the Sierra Nevada, Mem. of the Mus. of Comp. Zoology at Harvard College, VI, 1878.
- Contributions to the miocene flora of Alaska. Proceed. Nat. Mus. I, 1882.
- The flora of the Dakota group. Rep. U. S. geolog. Survey, XVII, 1891 (Ed. von KNOWLTON).
- LUDWIG, R., Fossile Pflanzen aus der mittleren Etage der Wetterau-Rheinischen Tertiärformation. — Fossile Pflanzen aus der jüngsten Wetterauer Braunkohle. — Fossile Pflanzen aus dem Basalttuffe von Holzhausen bei Homberg in Kurhessen. Palaeontogr. V, 1858.
- Fossile Pflanzen aus dem tertiären Spatheisenstein von Montabaur. Ibid. VIII, 1867.
- Fossile Pflanzen aus der ältesten Abteilung der Rheinisch-Wetterauer Tertiärformation. Ibid.
- MARION, A. F., Description des plantes fossiles des calcaires marneux de Ronzon. Ann. sc. nat. 5<sup>e</sup> Sér. Bot., 14, 1882.
- MASSALONGO, A. e. SCARABELLI, G., Studii sulla flora fossile e geologia stratigrafica del Senigalliese. 1859.
- MENZEL, P., Die Flora des tertiären Polierschiefers von Sulloditz im böhmischen Mittelgebirge. Abh. d. Nat. Ges. Isis 1896/97.
- Über die Flora der Senftenberger Braunkohlenablagerungen. Abh. Kgl. Pr. geol. L.-Anst. N. F. 46, 1906.
- Pflanzenreste aus dem Posener Ton. Jahrb. d. Kgl. Pr. geol. L.-Anst. XXXI, 1, 1910.
- Beitrag zur Kenntnis der Tertiärflora aus dem Gebiete des Vierwaldstätter Sees. Mém. soc. paléontol. Suisse Vol. XL, 1914.
- MESCHINELLI, A. e. SQUINABOL, X., Flora tertiaria italica, 1893.

- MÜLLER, F. v., New vegetable fossils of Victoria. 6 Hefte. Rep. Min. Surv. & Registr. Victoria 1871—82.
- NATHORST, A. G., Contributions à la flore fossile du Japon. Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. 20, 2, 1883.
- Zur fossilen Flora Japans. Palaeont. Abh. von Dames u. Kayser IV, 3, 1888.
  - Über die Reste eines Brotfruchtbaumes *Artocarpus Dicksoni* n. sp. aus den cenomanen Kreideablagerungen Grönlands. Kgl. Sv. Vet. Akad. Handl. 24, 1, 1890.
  - Die Entdeckung einer fossilen Glacialflora in Sachsen. Öfvers. af Kgl. Vet. Ak. Förh. 1894.
  - Neuere Erfahrungen von dem Vorkommen fossiler Glacialpflanzen. Geol. fören. förhandl. April 1914.
- NEWBERRY, J. S., The flora of the Amboy Clays. Monogr. U. S. geol. Surv. XXVI, 1895.
- The later extinct floras of North America. Monogr. U. S. geol. Surv. Ibid. XXXV, 1898 (beide herausgegeben von HOLLICK).
- PALIBIN, J. v., Über *Quercus Kamyschinensis* GOEPP. und einige ähnliche fossile Arten. Verh. d. Kais. Russ. mineral. Ges. XL, 2, 1903.
- Über die Flora der sarmatischen Ablagerungen der Krym und des Kaukasus. Ibid. XLIII, 1, 1906.
- PILAR, G., Flora fossilis susedana. Op. acad. scient. et arch. slavon. merid. IV, 1883.
- POTONIÉ, H., *Folliculites kaltennordheimensis* ZENK. and *Folliculites carinatus* (NEHR.) POT. Neues Jahrb. Min. 1893, II.
- REID, CL. and EL., On the preglacial flora of Britain. Journ. Linn. Soc. Bot. XXXVIII, 1907.
- Pliocene Floras Dutch-Pruss. Border. Med. Rijksops. Delfst. 6, 1915.
- RICHTER, P. B., Beiträge zur Flora der oberen Kreide Quedlinburgs I, 1905.
- Über die Kreidepflanzen der Umgebung Quedlinburgs, 1905.
  - Beiträge zur Flora der unteren Kreide Quedlinburgs, 1906/09.
- ROSSMÄSSLER, E. A., Die Versteinerungen des Braunkohlensandsteines aus der Gegend von Altsattel in Böhmen, 1840.
- SAPORTA, G. DE, Études sur la végétation du sud-est de la France à l'époque tertiaire. Annal. des sc. nat. 4. sér., 16, 17, 19; 5. sér., 3, 4, 8, 9, 17, 1863—67—74.
- Notice sur les plantes fossiles des calcaires concrétionnés de Brognon. Bull. soc. géol. de France, 2. sér., t. XXIII, 1866.
  - Prodrome d'une flore fossile des travertins anciens de Sézanne. Mém. Soc. géol. de France, 3. sér., t. VIII, 3, 1868.
  - Les inflorescences des palmiers fossiles. Rév. gén. de Botanique, T. I, 1889.
  - Dernières adjonctions à la flore fossile d'Aix-en-Provence, 1899.
  - Recherches sur la végétation du niveau aquitainien de Manosque. Mém. soc. géol. de France. Paléont. 9, 1891/92.
- SAPORTA, G. DE et MARION, A. F., Essai sur l'état de la végétation à l'époque des marnes heersiennes de Gelinden. Mém. cour. sav. étr. de l'Acad. t. XXXVII, 1873.
- Révision de la flore heersienne de Gelinden, ibid. 42, 1878.
  - Recherches sur les végétaux fossiles de Meximieux. Arch. du mus. d'hist. nat. de Lyon., 1876.
- SCHINDEHÜTTE, G., Die Tertiärflora des Basalttuffes vom Eichelskopf b. Hamberg. Abh. Kgl. Pr. geol. L.-Anst., N. F., 54, 1907.
- SCHLECHTENDAHL, D. v., Bemerkungen u. Beiträge zu den Braunkohlenfloren von Rott am Siebengebirge und Schoßnitz in Schlesien. Zeitschr. f. Naturwiss. 62, 1889.
- Beiträge zur Kenntnis der Braunkohlenflora von Zschipkau bei Senftenberg. Zeitschr. f. Naturwiss. 69, 1896.
  - Beiträge zur näheren Kenntnis der Braunkohlenflora Deutschlands. Abh. d. Naturforsch. Ges. zu Halle XXI, 1897.

- SCHMALHAUSEN, J., Über tertiäre Pflanzen aus dem Tale des Flusses Buchtorma am Fuße des Altaigebirges. *Palaeontogr.* XXXIII, 1887.
- SCHUSTER, J., Monographie der fossilen Flora der Pithecanthropus-Schichten. *Abh. Kgl. Bayer. Akad. Wiss.* XXV, 6, 1911.
- SISMONDA, E., Matériaux pour servir à la paléontologie du terrain tertiaire du Piémont. *Mém. de l'acad. des sc. de Turin, Sér. II, XXII*, 1865.
- SQUINABOL, S., Contribuzioni alla flora fossile dei terreni terziarii della Liguria, 1891/92.  
— La flore de Novale. *Mém. de la soc. Fribourgeoise sc. nat.*, 1901.
- STAUB, M., Die aquitanische Flora des Zsilthales im Comitatus Hunyad. *Mitt. a. d. Jahrb. d. Kgl. ungar. geol. Anst.* VII, 6, 1887.  
— Die Geschichte des Genus *Cinnamomum*, 1905.
- STUR, D., Beiträge zur Kenntnis der Flora der Süßwasserquarze der Congerien- und Cerithiensichten im Wiener und ungarischen Becken. *Jahrb. d. K. K. geol. R.-Anst.* 17, 1867.  
— Beitrag zur Kenntnis der Flora des Kalktuffes und der Kalktuffbreccie von Hötting b. Innsbruck. *Abh. K. K. geol. R.-Anst.* XII, 2, 1886.
- TUZSON, J., Monographie der fossilen Pflanzenreste der Balatonseegegend. *Res. d. wiss. Erforschung des Balatonsees I*, 1, 1909.
- UNGER, F., Die fossile Flora von Parschlug. *Steiermärk. Zeitschrift*, 9. Jahrg., 1.  
— *Chloris protogaea*, 1847.  
— Die fossile Flora von Sotzka. *Denkschr. d. K. Akad. Wien* II, 1850.  
— *Genera et species plantarum fossilium*, 1850.  
— *Iconographia plantarum fossilium*. *Denkschr. K. Akad. Wien* IV, 1852.  
— Die fossile Flora von Gleichenberg. *Ibid.* VII, 1853.  
— Fossile Pflanzenreste aus Neuseeland. *Novara-Expedition, geol. T. 1. Bd.*, 1864.  
— *Sylloge plantarum fossilium*. *Denkschr. Akad. Wien* XIX, XXII, XXV, 1860/65.  
— Die fossile Flora von Kumi auf der Insel Euböa. *Ibid.* XXVII, 1867.  
— Die fossile Flora von Radoboj. *Ibid.* XXIX, 1869.  
— Die fossile Flora von Szántó in Ungarn. *Ibid.* XXX, 1869.  
— *Geologie der europäischen Waldbäume*, 1869/70.
- VELENOVSKÝ, J., Die Flora aus dem ausgebrannten tertiären Letten von Vršovic bei Laun. *Abh. K. böhm. Ges. d. Wiss.* VI, 11, 1881.  
— Die Flora der böhmischen Kreideformation. *Beitr. z. Palaeontol. Österreich-Ung.* II, 1; III, 1; IV, 1, 1882/4.  
— Die Farne der böhmischen Kreideformation. *Abh. d. K. böhm. Ges. d. Wiss.* VII, 2, 1888.  
— *Květena Českého cenomanu*. *Rozpr. Kr. České Společn. Nauk.* VII, 3, 1889.
- VISIANI, R. DE, *Palmae pinnatae tertiariae agri Veneti*. *Mem. dell'Istit. ven. sci. lett. arti* XI, 1864.  
— und MASSALONGO, A., *Flora da terreni terziarii di Novale nel Vicentino* 1856.
- WARD, L., *Types of the Laramie Flora*. *Bull.* 37, U. St. Geol. Surv. 1887.
- WATELET, A., *Description des plantes fossiles du bassin de Paris* 1866.
- WEBER, O., Die Tertiärflora der Niederrheinischen Braunkohlenformation. *Palaeontogr.* II, 1852.
- WESSEL, P. und WEBER, O., *Neuer Beitrag zur Tertiärflora der niederrheinischen Braunkohlenformation*. *Palaeontogr.* IV, 1856.
- WETTSTEIN, R. v., Die fossile Flora der Höttinger Breccie. *Denkschr. Ak. Wien* LIX, 1892.
- ZWANZIGER, G. A., Beiträge zur Miocänflora von Liescha. *Jahrb. d. Nat. hist. Mus. von Kärnten* XIII, 1878.

# Sachregister

\* bedeutet Abbildung

## A

Abies 206, 325, **327**, 333, 339, 413  
 — pectinata 327, 412  
 Abietineae 245, **325 ff.**, 333, 338, 342, 436, 439, 464, 475  
 Abietineentüpfelung 338\*, **339\***, 342, 343  
 Abietites Linki 327  
 Abronia 369, 381  
 Absonderungen 16  
 Acacia 346, 378  
 Acanthopanax 396  
 Acer 346, 385, 386, 413, 442, 464  
 — angustilobum 385\*  
 — arcticum 385\*, 386  
 — Bolanderi 387  
 — brachyphyllum 386  
 — campestre 347, 362\*, 412  
 — dasycarpoides 386  
 — decipiens 385\*, 387  
 — integrifolium 387  
 — Jurenaki 387  
 — narbonnense 387  
 — nervatum 387  
 — sect. Palaeocampestria 387  
 — — Palaeolithocarpa 387  
 — — Palaeonegundo 386  
 — — Palaeopalmata 386  
 — — Palaeoplatanoidea 387  
 — — Palaeorubra 386  
 — — Palaeosaccharina 387  
 — sect. Palaeospicata 386  
 — palaeosaccharinum 387  
 — pictum fossile 387  
 — platanoides 412  
 — polymorphum miocenicum 385\*, 386

Acer polymorphum pliocenicum 386  
 — Pseudoplatanus 386, 412  
 — sanctae crucis 386  
 — subcampestre 385\*, 387  
 — tataricum 415  
 — trachyticum 387  
 — trilobatum 386\*  
 Aceraceae 344, 385  
 Acerates 402  
 Acetabularia 21, 23  
 Achras 399  
 Acicularia Schencki 23  
 Acoropsis minor 355  
 Acorus brachystachys 355  
 Actinodaphne 374  
 Actinodea faveolata 415  
 Actinopteris peltata 16  
 Adelophyton Jutieri 112  
 Adenanthemum 374  
 Adenostyles Schenkii 415  
 Adiantites 71, 78, 79, 429  
 — antiquus Stur 78  
 — Machaneki 78  
 — oblongifolius 78, 79\*  
 — sessilis 78, 79\*  
 — tenuifolius 78  
 Aesculus 387  
 — Hippocastanum 413, 442  
 Aetheotesta 141, 265  
 Agathis 247, **311\***, 315 (s. auch Dammara)  
 Agavites priscus 356  
 Ailanthus 382  
 — gigas 381\*  
 — microsperma 381  
 Albertia Schimp. 311  
 Alcornopteris 69, 79, 143, **144**  
 Alethopterides **93**, 94, 138, 139, 431

Alethopteridisch 88, **94**, 95, 100, 144  
 Alethopteris 33, 77, **94**, **95**, 124, 138, 140, 141, 264, 432, 455  
 — Davreuxi 94  
 — decurrens 76\*, 94  
 — Grandini 94  
 — lonchitica 94  
 — parva 94  
 — Serli 94, 452  
 — subdavreuxi 94  
 Algacites 24  
 Algen 12, 17 ff., 35, 190, **423**, 467  
 Algenzeit 425, 443  
 Algites 24  
 Alisma 352  
 Alismaceae 351  
 Alismacites primaevus 351  
 Alismaphyllum Victor Masoni 351\*, 352  
 Allamanda 401  
 Alloiopteris **90\***, **91\***, 113, 115, 116, 118  
 — -Corynepteris 90  
 — (Corynepteris) coralloides 90, 91\*  
 — Essinghi 91  
 — grypophylla 91  
 — quercifolia 91  
 — similis 91  
 — Sternbergi 91\*  
 Alnetumtorf 418  
 Alnoxydon 408  
 Alnus 361  
 — glutinosa 412  
 — Kefersteinii 361\*  
 Aloites 357  
 Alsophila gigantea 39



- Alsophila polonica 38, 39  
 Alsophilina 39\*, 106  
 Alstonia 401  
 Amelanchier 377  
 Amentaceae 348, 439  
 Amomocarpum 357  
 Amomophyllum 357  
 Amorpha 379  
 Ampelophyllum 389  
 Ampelopsis 389  
 Amyelon 33  
 — radicans 33, 248  
 Amygdalus 378  
 Amyris 382  
 Anacardiaceae 344, 383, 387  
 Anacardites 384  
 Anachoropteris 122  
 Anadrom 74, 90  
 Ancyluszeit 418  
 Andromeda 398  
 — Goepperti 401\*  
 Androstrobus 269, 331  
 — Nathorsti 269  
 — Scotti 269  
 Androvettia 341  
 Aneimia 54, 55  
 Aneimites 54, 78  
 — fertilis 78  
 Angiopteridium 60  
 Angiopteris 59\*, 450  
 — evecta 59  
 Angiospermae 245, 292,  
 344 ff., 405, 437, 438, 444  
 Angiospermenblüten 283  
 Angiospermenhölzer 405 ff.  
 Anisophyllum 367  
 Ankyropteris 118, 119, 120  
 — bibractensis 115\*  
 — corrugata 54, 115, 117,  
 119  
 — Grayi 115, 119  
 — scandens 119\*  
 Annularia 164, 165, 175,  
 336, 459  
 — brevifolia 176  
 — carinata 175  
 — longifolia 175  
 — maxima 175  
 — pseudostellata 175, 176\*  
 — radiata 172, 176\*  
 — ramosa 172  
 Annularia sphenophylloides  
 176, 452  
 — stellata 175, 176\*, 178,  
 432, 452  
 Annulariopsis inopinata 176  
 Anoectomeria 344, 370  
 Anomopteris 67  
 Anomozamites 273, 278, 279,  
 284, 289, 294, 440, 448  
 — angustifolius 273, 288\*  
 Anona 371  
 Anonaceae 371  
 antarkto-permokarbonische  
 Flora 454\*, 462 ff.  
 Antherangiopsis 294  
 Antholithes 344  
 Antholithus Zeilleri 148  
 Anthrazit 3  
 Antidesma 382  
 Antidesma Maximovizii  
 383\*  
 Apeiba 390  
 Apeibopsis 390  
 Aphananthe 366  
 Aphlebien 62, 71\*, 88, 90,  
 92, 96, 116, 120, 471  
 Aphlebocarpus 69, 143, 144  
 — Schützei 143\*  
 Aphleboide Fiedern 52  
 — Stipeln 58  
 Aphylopteris 427, 443  
 Apocynaceae 401, 402  
 Apocynophyllum 344, 401  
 Apollonias 373, 374  
 Apophysen (bei Bennettites)  
 281, 285, 288, 289, 291  
 Appendices (v. Stigmara)  
 227\*, 228, 231, 232\*, 233,  
 234  
 Aptiana 408  
 Aquifoliaceae 384  
 Aquilaria 393  
 — germanica 393\*  
 Araceae 355  
 Aralia 396  
 — Hercules 396, 397\*  
 Araliaceae 395  
 Araliophyllum 396  
 Araliopsis 396  
 Araucaria 247, 311, 315, 336  
 — Bidwilli 311  
 Araucaria brasiliensis 311  
 — excelsa 310, 311\*, 312,  
 336  
 — imbricata 311  
 — imponens 311  
 — microphylla 311  
 Araucarieae 245, 247, 248,  
 261, 307, 310 ff., 335, 336,  
 338, 340 ff., 432, 436, 450  
 araucarioide Hoftüpfelung  
 127, 247\*, 337, 338, 342,  
 440  
 Araucariopitys 315, 330, 342  
 Araucarioxylon 248, 338  
 Araucarites 311  
 — Brodiei 311  
 — cutchensis 311  
 — Delafondi 311  
 Arberia 457, 458  
 Arbutus 398  
 Arceuthobium 368  
 Archaeocalamites 181  
 — radiatus 181\*  
 Archaeolithothamnion 27  
 Archaeopterides 71, 78, 429  
 archaeopteridisch 83  
 Archaeopteris 71, 78, 428,  
 452, 480  
 — archetypus 80  
 — fissilis 81  
 — hibernica 79\*, 80  
 — Roemeriana 80  
 Archaeosigillaria 224  
 — primaeva 224, 427, 443  
 — Vanuxemi 224  
 Archegoniaten 122, 125  
 Archichlamydeae 358  
 Arctodendron 225  
 Arctopodium 141  
 Arctostaphylos 398  
 Ardisia 399  
 Aristolochia 368  
 Aristolochiaceae 368  
 Aristolochiales 368  
 Arktisch-alpine Flora 417  
 arktische Periode 418  
 arktokarbonische Flora  
 454\*, 462 ff.  
 arktotertiäre Florenelemente  
 349, 350, 414  
 Armleuchtergewächse 23

- Armorikanisches Gebirge  
   83  
 armorikanisches Gebirgs-  
   system 467  
 Arthrodendron 170  
 Arthropitys 170  
 — bistriata 168\*, 169\*  
 Arthrostroma 427, 443  
 — Ungeri 320  
 Articulatae 148, 156, 159,  
   160, 428, 429, 483  
 Artisia 246, 247\*, 248, 254,  
   256, 257, 429  
 Artocarpidium 366  
 Artocarpoides 366  
 Artocarpus 366  
 — Dicksoni 366, 367\*  
 Arundinites 352  
 Arundo 352  
 Asclepiadaceae 402  
 Ascomycetes 31  
 Asimina 371  
 Asolanus 186, 224, 239  
 — camptotaenia 224  
 Aspidiaria 197  
 Aspidiophyllum 367  
 Aspidium 41\*, 42  
 Asplenites 50  
 — Reussi 78  
 Asplenium 50  
 Astero calamites 11, 159, 180,  
   181\* ff., 429, 447, 452  
 — scrobiculatus (Schloth.)  
   Zeill. 180\*, 181  
 Asterochlaena 115, 117,  
   120 ff.  
 — laxa 121\*  
 Asterolithi 110  
 Asterophyllites 151, 162,  
   164, 175, 176, 470  
 — equisetiformis 176  
 — grandis 173, 176, 177  
 — longifolius 176  
 Asteropteris 115, 120  
 Asterotheca 62\*, 63\*, 92, 93  
 — Meriani 60, 63, 449  
 — Miltoni 62\*  
 Astromylon 174, 175\*  
 Atemwurzeln 469  
 Athrotaxidium 319  
 Athrotaxis 318, 319, 451  
 atlantische Periode 418  
 Atriplex 369  
 Augenkohle 16  
 Aulacopteris 94, 138  
 Autophyllites 182, 183  
 Autunia 270  
 Avena 352  
 Azalea procumbens 410  
 Azolla 11, 124, 125, 234
- B**
- Baccharites 405  
 Bacillariaceae 17  
 Bacillus permicus 30  
 — Tieghemi 30  
 Bacteria 16, 30  
 Bactryllium 18  
 Bärlappe 184  
 Bärlappgewächse 183  
 Baiera 55, 261, 299, 301,  
   302, 306, 446, 463, 480  
 — Brauniana Brgt. 301, 448  
 — digitata 297, 301, 432,  
   433  
 — furcata 301, 302  
 — Lindleyana 301  
 — cf. longifolia 302  
 — Münsteriana 301\*, 302  
 — paucipartita 301  
 — pulchella 301, 303  
 — Raymondi 201  
 — Simmondsi 301  
 — spectabilis 301  
 — stormbergensis 301  
 — Virginiana 301  
 Balanites 381  
 Balanitocarpum ovatum  
   381\*  
 Balanophoreen 292  
 Bambusa 352  
 Bambusium 257  
 Banisteria 382  
 — gigantea 381\*  
 — haeringiana 381\*  
 Bars of Sanio 247, 343  
 Barrandina 427  
 Basalaphlebien 118  
 Bauhinia 378  
 Baumfarne 471  
 Baumkirchhöfe 8  
 Beania 269\*, 270, 302  
 Beinbruchsteine 15  
 Belangera 374  
 Belemnopteris 104, 457  
 Bemburgia pentatrias 354  
 Bennettit(ac)ae 243, 267,  
   270, 271, 272, 275, 278 ff.,  
   347  
 Bennettitales 243, 278 ff.,  
   293, 295, 444  
 Bennettites 279 ff., 286  
   288, 289, 292, 435, 436, 438  
 — albianus 282  
 — Gibsonianus 281\*  
 — maximus 282  
 — Morierei 280, 283, 284  
 Benzoin 374  
 Berberidaceae 371  
 Berberis 371  
 Berchemia 388  
 — scandens 388  
 Berendtia 398  
 Bergeria 197\*, 200  
 Bergmehl 18  
 Bernettia 271  
 Bernouillia 60  
 Bernstein 7, 331, 346  
 Bernsteineinschlüsse 7, 331  
 Bernsteinwälder 332  
 Betula 413, 464  
 — alba 411, 412  
 — nana 361\*, 410, 411, 420  
 — prisca 361\*  
 — pubescens 412  
 — verrucosa 412  
 Betulaceae 361  
 Betula-Flora 417  
 — nana-Periode 417  
 — -Zone 417  
 Betuloxylon 408  
 Bidentites 405  
 — antiquus 405\*  
 Bignonia 403  
 Bignoniaceae 403  
 Bignoniophyllum 403  
 Billiardierites 375  
 Bilobiten 11  
 Binnenbecken 468  
 Birken-Flora 417  
 — -Kiefern-Zeit 413  
 — — -Zone 417  
 Birkenzone 417

- Blechnoxylon talbragarens 103  
 Boghead-Algen 19, 27, 28, 29  
 Bombacaceae 391  
 Bombax 391  
 — sepultiflorum 390\*  
 boreale Periode 418  
 Bornetella 22  
 Bornetellidae 23  
 Bornia 159  
 — radiata 181  
 Borriginaceae 402  
 Borriginites 402  
 Bothrodendraceae 186, 209, 240  
 Bothrodendron 116, 186, 188, 192, 207, 208\*, 210, 227, 232, 238, 240, 429  
 — minutifolium 208\*, 210  
 — mundum 210  
 — punctatum 210  
 Bothrostrobus 210, 284  
 — Olryi 210  
 Botrychioxylon 114, 117, 120  
 — paradoxum 69  
 Botrychium 68  
 — lunaria 68\*  
 — virginianum 69, 120  
 Botryopterideae 69, 113, 114, 116, 121 ff., 429, 431  
 Botryopteris 114, 116\*, 121  
 — antiqua 116, 121  
 — forensis 116, 119, 121  
 — hirsuta 121  
 — ramosa 121  
 — tridentata 116  
 Bouëina Hochstetteri 21  
 Bowdichia 379  
 Bowenia spectabilis 125  
 Boweria 65  
 Bowmanites 153  
 — germanicus 153  
 Brachyphyllum 312, 322, 335  
 — nepos 335\*  
 Brasenia 369  
 — purpurea 362\*, 370, 415, 465  
 Braseniopsis 369  
 Braunalgen 24, 25  
 Braunkohlenmoore 36  
 Brauntange 24  
 brèches foliaires 52  
 Broeggeria 443  
 Bromelia Gaudini 356  
 Bromeliaceae 356  
 Bromeliaceen-Früchte 11  
 Bruchtorf 419  
 Bruckmannia 177  
 Bryophyta 34, 426  
 Buche 363, 407  
 Buchen-Flora 417  
 — -Zone 417  
 Bucklandia 271, 288  
 Bulbillen 58  
 Bumelia 378, 399  
 Bursaria 375  
 Bursera 382  
 Burseraceae 382  
 Butomaceae 352  
 Butomites 352  
 Büttneriaceae 391  
 Buxaceae 382  
 Buxus 382  
 — pliocenica 383, 393\*  
 — sempervirens 382, 415
- C**
- Caesalpinia 378, 379  
 Caesalpinioideae 378, 379  
 Calamariaceae 165, 166 ff., 175, 180, 183, 429  
 Calamariales 148, 159, 163  
 Calamarien 158, 470  
 Calameae 354  
 Calamitenblüten 177  
 — -stämme 166 ff., 221  
 — -steinkerne 162, 168  
 — -wurzeln 174  
 Calamites 142, 162, 167\*, 169\* ff., 175, 429, 433, 456.  
 — approximatus 168\*  
 — arborescens 172  
 — arenaceus 162  
 — Cisti 172  
 — cruciatus 171, 172, 173\*, 175, 430  
 — discifer 174  
 — distachyus 172, 178  
 — gigas 172, 432  
 — Goepperti 174, 430  
 — macrodiscus 174  
 — ostraviensis 174  
 Calamites paleaceus 172, 180  
 — ramifer 174  
 — ramosus 172, 174, 430  
 — Sachsei 174  
 — Schützei 172  
 — Suckowi 172, 452  
 — transitionis 181  
 — undulatus 170, 171, 172  
 — varians 174  
 — Waldenburgensis 172  
 Calamitina 174  
 Calamitospermae 236  
 Calamodendron 170  
 Calamophyllites 171, 174, 175  
 Calamopityeae 142  
 Calamopitys 78, 142, 170, 248, 255  
 — Saturni 143  
 Calamospermae 236  
 Calamostachyae 182, 183  
 Calamostachys 165, 174, 177\*, 179, 182, 183  
 — Binneyana 177, 182  
 — Casheana 178  
 — ramosa 172  
 — tuberculata 175, 178  
 Caldcluvia 375  
 Callicoma 375  
 Callipterides 95, 138, 431  
 Callipteridium gigas 95, 455  
 — pteridium 73\*, 74, 95\*  
 Callipteris 72, 73, 95, 124, 433, 455, 456, 459, 470  
 — conferta 95, 96\*, 432  
 — lodevensis 447  
 — lyratifolia 95  
 — Martinsi 20, 95, 447  
 — Naumanni 95  
 — Raymondi 95  
 Callitris 324, 464  
 — Brongniartii 324  
 — quadrivalvis 324  
 — Reichii 323, 324  
 Callunetumtorf 418  
 Calophyllum 391  
 Calopteris dubia 67  
 Calpurnia 379  
 Calymm[at]otheca 66, 87, 88, 132

- Calymmotheca affinis* 132, 453  
 — *asteroides* 66  
 — *bifida* 51, 132  
 — *Stangeri* 66\*, 131, 132, 135  
*Campanulatae* 405  
*Camptopteris* 46, 435  
 — *spiralis* 46, 48\*  
 cancellate Skulptur (bei *Sigillaria*) 215  
*Cannaceae* 357  
*Cannelkohle* 29  
*Cannophyllites* 357  
*Capparidaceae* 374  
*Caprifoliaceae* 405  
*Caragana* 379  
*Cardiocarpon anomalum* 237  
*Cardiocarpales* 265  
*Cardiocarpus* 256, 265  
 — *drupaceus* 264\*  
 — *sclerotesta* 253\*  
*Cardiopteridium* 81, 95, 453  
*Cardiopteris* 67, 71, 81, 429, 457  
 — *frondosa* 81  
 — *nana* 81  
 — *polymorpha* 72\*, 81, 453  
*Carex* 353  
*Cariceto-Sphagnetum-Torf* 418  
*Carinalhöhle* 167\*  
*Carpinus* 361  
 — *Betulus* 412  
 — *grandis* 361\*, 448  
 — *Neilreichi* 361\*  
*Carpolithes (-thus)* 266, 344  
 — (*Gardenia*) *Wetzleri* 404\*  
*Carpolithus Nathorsti* 66  
*Carya* 360, 414  
 — *alba* 360  
 — — *fossilis* 360  
 — *amara* 360  
 — *olivaeformis* 360  
*Casearia* 392  
*Cassia* 378, 379  
*Cassine* 385  
*Cassiope* 398  
*Castanea* 364  
 — *atavia* 364\*, 365\*  
 — *intermedia* 364  
*Castanea pumila* 364  
 — *sativa* 413  
 — *vesca* 364  
*Castanopsis* 364  
*Casuarina* 358  
*Casuarinaceae* 358, 484  
*Catalpa* 403, 442, 464  
 — *crassifolia* 403\*  
*Caulerpa* 20  
*Caulerpaceae* 20  
*Caulerpites* 20  
 — *crenulatus* 20  
*cauliflor* 219, 223  
*Caulopteriden* 111  
*Caulopteris* 105\*, 106 ff.\*  
 — *aliena* 106, 107\*, 110, 111  
 — *Fayoli* 107  
 — *patria* 107\*  
 — *peltigera* 107\*  
 — *varians* 107\*  
*Ceanothus* 388  
*Cedrela* 382  
*Cedrelospermum* 382  
*Cedroide Zapfen* 328  
*Cedrostrobus* 328, 329  
 — *Corneti* 328\*  
*Cedroxylon* 298, 339, 341, 342  
*Cedrus* 328, 329, 339, 464  
 — *Leei* 329  
 — *Lopatini* 329  
 — *miocenica* 329  
 — *vivariensis* 329  
*Ceiba* 391  
*Celastraceae* 384  
*Celastrinanthium* 384  
*Celastrinites* 385  
*Celastrophyllum* 385  
*Celastrus* 384  
*Celtis* 365, 366, 464  
*Centrolepidaceae* 355  
*Centrospermae* 369  
*Cephalotaxites* 309  
*Cephalotaxopsis* 309  
*Cephalotaxus* 309, 464  
*Ceratonia* 378, 379  
 — *emarginata* 380\*  
*Ceratopetalum* 375  
*Ceratophyllaceae* 370  
*Ceratophyllum* 362\*, 370  
*Ceratostrobus* 322  
*Ceratostrobus echinatus* 319\*  
*Ceratozamia* 269\*, 270  
*Cerbera* 401  
*Cercidiphyllum* 371  
*Cercis* 378, 379  
 — *antiqua* 380\*  
 — *siliquastrum* 379, 415  
*Cercocarpus* 378  
*Cetraria* 34  
*Chaerophyllum* 396  
 — *dolichicarpum* 397\*  
*Chamaerops* 354, 416  
 — *helvetica* 354\*  
*Chara* 23, 24  
 — -*Oogonien* 11, 22\*  
*Characeen* 19, 24  
*Charophyta* 23, 24  
*Cheirolepis* 318, 322, 334  
*Cheirostrobales* 156  
*Cheirostrobus* 156, 158, 159  
 — *pettycurensis* 157\*  
*Chenopodiaceae* 369  
*Chiropteris* 69  
*Chlorophyceae* 19, 29  
*Chondrites* 12\*, 13, 26  
*Chondrus* 12  
*Chorionopteris* 67  
 — *gleichenioides* 66\*, 67  
*Choripetalae* 439  
*Chorisia* 391  
*Chroococcaceae* 29  
*Chrysobalanus* 378  
*Chrysodium* 41  
*Chrysophyllum* 399  
*Cinchona* 404  
*Cinchonidium* 404  
*Cingularia* 173, 180  
 — *typica* 179\*  
*Cingularieae* 182, 183  
*Cinnamomum* 344, 347, 372, 373  
 — *Camphora* 373  
 — *pedunculatum* 373  
 — *polymorphum* 347  
 — *prototypum* 373\*  
 — *Scheuchzeri* 373\*  
*Cissites* 389  
*Cissus* 389  
*Cistaceae* 391  
*Cistinocarpum* 391

- Cistinocarpum Roemeri 392\*  
 Cistus 391  
 Cladonia 34  
 Cladophlebis 51, 55, 60, 67, 436, 437, 450  
 — Albertsi 55  
 — Browniana 55  
 — denticulata 51, 52  
 — remota 434  
 — Williamsoni 50\*  
 Cladosporites 32  
 Cladotheca 51  
 Cladoxyleen 136, 141, 142  
 Cladoxylon 78, 115, 117, 141, 181  
 Cladrastis 379  
 Clathraria 221  
 clathrarische (Form) Sigillarien 209, 213\*, 214 ff., 220\*  
 Clathrophyllum 257, 449  
 Clathropodium 271  
 Clathropteris 45, 46\*, 49, 113, 431, 435, 436  
 — platyphylla 45  
 Clematis 371, 408  
 Clepsydropsis 115, 116 ff., 120, 122, 141, 142, 457  
 — kirgisica 141  
 Clerodendron 402  
 Clethra 398  
 Clethraceae 398  
 Coal-balls 6, 34, 126  
 Coccolithen 29  
 Coccoloba 368  
 Coccusphaeren 29  
 Cocculophyllum 371  
 Cocculus 371  
 Cocöineenfrucht 354  
 Codiaceae 20, 21  
 Codium 20  
 Codonophyton 159  
 Codonospermum 264\*, 265  
 Coelosphaeridium 23, 423  
 Coenopterideae 113, 114  
 Colpoxylon 141  
 Colutea 379  
 Colymbetes Edwardsi 272  
 Combretaceae 394  
 Combretum 394  
 Commiphora 382  
 Compositae 405  
 Comptonia 359  
 Coniferae 144, 244, 276, 307 ff., 368  
 Coniferenhölzer 127, 325, 336 ff.  
 Coniopteris 39, 40, 61, 436, 449  
 — arguta 39  
 — hymenophylloides 39, 40  
 — quinqueloba 40  
 Connaracanthium 378  
 Connaraceae 378  
 Conocarpus erecta 394  
 Conostoma 131, 135, 262, 263  
 Contortae 400  
 Convolvulaceae 402  
 Coprolithen 30  
 Corallinaceae 26  
 Cordaïanthus 249\*, 250\*, 251\*, 254  
 — Pitcairniae 250  
 Cordaïcarpus 251, 265  
 Cordaïcladus 246  
 Cordaïoxylon 338  
 Cordaïtaceae, Cordaïtales 142, 242, 245 ff., 255, 257, 262, 265, 306, 338, 443  
 Cordaïtenbäume 245 ff., 469, 470  
 — -holz 248  
 Cordaïtes 32\*, 242 ff., 255\*, 257, 260, 262, 431, 432, 456  
 — angulosostriatus 250\*  
 — lingulatus 250\*  
 — rhombinervis 250\*  
 Corema intermedia 415  
 Coriaria 383, 416  
 Coriariaceae 383  
 Cornaceae 396  
 Cornus 396, 397  
 — mucronata 397\*  
 — orbifera 396  
 — sanguinea 413  
 Corylopsis 376  
 Corylus 361, 413, 419  
 — Avellana 413  
 — Mac Quarrii 361\*, 448  
 Corynepteris 90\*, 113 ff., 118, 120  
 Corynepteris coralloïdes 90\*  
 — similis 90  
 — stellata 90\*  
 Cotinus 384  
 Cotoneaster 377  
 Crataegus 377  
 — Oxyacantha 413  
 Cratopleura 369  
 — holsatica 365\*  
 Credneria 344, 368, 377, 440  
 — triacuminata 377\*  
 Credneriaceae 377  
 Crematopteris 67  
 Crossopodien 13  
 Crossotheca 63, 66, 127, 133  
 — Crepini 62\*, 63  
 — pinnatifida 63  
 Cruciferae 374  
 Cryptomeria 315, 318, 322  
 — japonica 318  
 Cryptomeriopsis 33, 318  
 Ctenis 146\*, 278, 293  
 — falcata 146\*  
 Ctenopsis 147  
 Ctenopteris 95, 146, 278, 294  
 — cycadea 146  
 Ctenozamites 146  
 Cucumites 390  
 Cunninghamia 318, 319  
 Cunninghamites 319  
 Cunninghamiostrobis yubariensis 319  
 Cunonia 375  
 Cunoniaceae 375  
 Cupania 387  
 Cupanites 387  
 Cupanoides 387  
 — corrugatus 385\*  
 Cupressineae 245, 323 ff., 436  
 Cupressinocladus 316, 325  
 Cupressinoxylon 298, 337\* 339, 341  
 Cupressites 325  
 Cupressus 323  
 — Goveniana 323\*  
 Cussonia polydrys 396, 397\*  
 Cyanophyceae 19, 21, 424, 425  
 Cyathea 39, 71  
 Cyatheaceen 38 ff., 67, 71, 105

- Cyatheaceenstämme 104  
 Cyatheites 38  
 Cyathotrachus 64  
 Cycad(ac)aeae 129, 136, 243,  
 253, 262, **267** ff., 271, 292  
 Cycadales 243, **267**, 279,  
 292, 295, 436  
 Cycadeensamen 131, 163,  
 253  
 — -stämme 124, 129  
 Cycadeoidea 271, **279** ff. \*,  
 287, 289, 292  
 — dacotensis 282, 283\*, 437  
 — etrusca 282  
 — (Bennettites) Gibsoniana  
 280, 281\*, 282, 283  
 — gigantea 271  
 — Jenneyana 280, 282  
 — Marshiana 280\*  
 — maxima 437  
 — Morierei 437  
 Cycadites 277  
 — Roemeri 277  
 — Saportae 277  
 Cycadocarpidium 270, 276  
 — Erdmanni 276\*  
 Cycadocephalus 291  
 Cycadofilices 70, 78, 82, 86,  
 100, 106, **124** ff., 142 ff.,  
 242, 247, 255, 262, 431, 437  
 Cycadolepis 272  
 Cycadomyelon 272  
 Cycadophyten 59, 94, 144,  
**243**, **267** ff., 295  
 Cycadopteris 146  
 — Brauniana 146  
 Cycadospadix 142, 270, 271,  
 277  
 — Hennoquei 269\*  
 — Milleryensis 142, 270  
 Cycadoxyleae 142  
 Cycadoxylon Fremyi 142  
 Cycas 137, 243, **267**\*, 268\*,  
 277, 279  
 — circinalis 253\*, 267\*  
 — Fujiana 277  
 — revoluta 268  
 Cyclocarpus 266  
 Cyclanthaceae 355  
 Cyclocrinidae 23  
 Cyclocrinus 21\*, 23, 423  
 Cyclopitys 319, 336  
 Cyclopteris 71, 96, 100, **101**,  
 258, 297  
 — densa 101  
 — digitata 298  
 — orbicularis 101  
 — trichomanoides 101  
 Cyclosporum 266  
 Cyclostigma 184, **188**, 208,  
 210, 239, 425, 428, 443,  
 452  
 — kiltorkense 188  
 Cyclostigmataceae 184, 188  
 Cydonia 377  
 Cylirodopodium 271  
 Cymodocea 351  
 Cymopolia 21, 22  
 — barbata 22\*  
 Cyparissidium 334  
 — gracile 334\*  
 Cyperaceae 353, 407  
 Cyperacites 353  
 Cyperus 353  
 Cypressengewächse 323  
 Cypridinenschiefer 117  
 Cypselites 405  
 — bisulcatus 405\*  
 — costatus 405  
 — Schultzii 405  
 — truncatus 405\*  
 Cytisus 379  
 Czekanowskia 297, **302**, 342
- D**
- Dacrydium 308, 309  
 Dactylothea 62, 92, 93  
 — plumosa 61\*  
 Dadoxylon 248, 314\*, 338,  
 340  
 Daimonelix 12  
 Dalbergia 379  
 — primaeva 380\*  
 Dammar 310, 312, 315  
 — Armaschewskii 312  
 — Tolli 312  
 Dammarites crassipes 312  
 Danaea 59, 60, 61, 291  
 — microphylla 60  
 Danaeites 61, 64  
 — saraepontanus 61  
 Danaeopsis 60, 274, 449, 458  
 Danaeopsis Hughesi 60, 458,  
 459, 462  
 — marantacea 60\*, 434  
 Daphne 392  
 Daphnogene 374  
 Daphnophyllum 374  
 Dasyclad(ac)aeae **21**, 23, 26,  
 423, 425  
 Dasyporella 23  
 Dasyporellidae 23  
 Dattelpalme 355  
 Daucus 396  
 Davallia 39, 41\*  
 Dawsonites 190, 426  
 Delesserites 26  
 Dendrites 15\*  
 Dendrophycus triassicus  
 13\*  
 Dermatophyllites 404  
 Desmiophyllum **257**, 277,  
 304, 321  
 Deutzia 374  
 devils screw 12  
 Dewalquea 371, 396, 440,  
 441  
 — coriacea 372\*  
 Diaphragmen (bei Calami-  
 ten) 162, 168\*  
 Diatom(ac)aeae **17** ff., 29, 31  
 Diatomeenerde 18  
 Dichopteris 145  
 Dicksonia 39, 436, 449  
 Dicksonieae 39, 40, 93  
 Dicksoniites 93  
 Dicksonites Pluckenetii 39,  
 93\*  
 Dicranophyllum 260, 261\*  
 Dicranum 36  
 Dicroidium 144, 145, 462  
 — odontopteroïdes 145\*, 146  
 Dichopteris visianica 145  
 Dictamnus 382  
 Dictyodendron 225  
 Dictyodora 13  
 — Liebeana 13  
 Dictyolithes Beckii 12  
 Dictyophyllum **45**, 46, 47,  
 49, 113, 431, 436, 449  
 — exile 47\*, 435  
 Dictyopteris 11  
 Dictyothalamus 262

- Dictyoxyton 86, 126, **128\***,  
 134, 200, 218, **221**, 254  
 — oldhamium 219, **275**, 279  
 Dictyozamites 436  
 — indicus 275\*  
 — Johnstrupi 4\*  
 Dieune 374  
 dikotyle Hölzer 406, 407 ff.  
 Dikotyledoneae 347, 358 ff.  
 439  
 Diluvialboden 418  
 Dineuron 116, **117**, 118, 122  
 Dioon 284  
 — edule 274  
 Dioonites 274  
 — abietinus 274  
 — Dunkerianus 274  
 Dioscorea cretacea 357  
 Dioscoreaceae 357  
 Dioscorites resurgens 357  
 Dioscoroides Lyelli 356\*,  
 357  
 Diospyros 399  
 — brachysepala 399, 400\*  
 — Lotus 399  
 — virginiana 399  
 Diplazites 93  
 Diplolabis 114, **117**, 119  
 — esnostensis 118  
 — Roemeri 115\*, 118  
 Diplopora 22\*, 23  
 Diploporidae 23  
 Diplostema 253  
 Diplostema 58, 74, 82, **87**,  
 88, 135  
 — (Sphenopteris) adianto-  
 ides 76\*, 88, 134  
 — dissectum 88  
 — flexuosissimum 89  
 — Gutbierianum 88  
 — schatzlarensis 89  
 — Schützei 88  
 — subgeniculatum 58\*  
 — Zeilleri 88  
 Diplostematischer Aufbau  
 74, 88  
 Diploxytie **137**, 140, 249  
 Dipteridaceen, Dipteridinen  
 42, **44**, 435, 436, 444, 448,  
 449, 463  
 Dipteriphyllum 42, 45  
 Dipteris 41, 45, 449  
 — conjugata 42, 44\*, 449  
 Dipterocarpaceae 391  
 Dipterocarpus 391  
 — antiquus 392\*  
 — Verbeckianus 392\*  
 Discomycetes 31  
 Discopoteris 51, 52, **62**, 65,  
**91**  
 — cristata 91  
 — Goldenbergi 91, 92, 456  
 — Karwinensis 51\*, 91  
 — Ralli 92  
 — Schumanni 51\*, 91  
 — Vüllersi 91  
 Discostrobus 302  
 Distichum capillaceum 410  
 Dodonaea 388  
 Dolerophyllum 257  
 — fertile 258  
 Doleropteris 257  
 Dolichites 379  
 Dolichos 379  
 Doliostrobus 315  
 Dolmen 112  
 Dolomitknollen 6  
 Dombeya 391  
 Dombeyopsis 391  
 — Decheni 391  
 Donetzbecken 453, 467, 468  
 Dorycordaites 249  
 Douglasfichte 451  
 Dracaena 356, 407  
 — Brongniarti 356  
 — Narbonnensis 356  
 Drimys 370, 407, 465  
 Dryas 378  
 — octopetala 410  
 Dryasflora 410, 411, 417  
 Dryaszeit 413  
 Drynaria 45, 61  
 Dryophyllum 344, 364, 441  
 — Dewalquei 363\*  
 Dulichium 353  
 — spathaceum 356\*, 415,  
 465  
 — vespiforme 415  
  
**E**  
 Ebenaceae 399  
 Ebenales 399  
 Eboracia lobifolia 67  
 Echinostrobus 451  
 — Sternbergi 319\*  
 Echitonium 401  
 Eibengewächse 244  
 Eiche 363, 407, 419  
 Eichen- Buchen- Fichten-  
 Zeit 413  
 Eichenflora 417  
 Eichenzone 417  
 Eisenzeit 408  
 Elaeagnaceae 393  
 Elaeagnus 393, 394  
 Elaeocarpaceae 389  
 Elaeocarpus 389  
 — Holzapfeli 388\*  
 — globulus 388\*  
 Elaeodendron 385  
 Elateren (Equisetaceae) 161,  
 162  
 Elatides 315, 336  
 — curvifolia 336  
 Elatocladus 321, 336  
 Embothrites 382  
 Enantioblastos 404  
 Encephalartos 137, 267  
 Endarchie (der Leitbündel)  
 54, 129, 137  
 Endotesta 265  
 Engelhardtia 360  
 — Brongniartii 360\*  
 Entomolepis 333  
 Eolirion 257, 357  
 Eophyton 12  
 Eopteris 15, 16  
 Ephedra 484  
 Equisetaceae **161** ff.  
 Equisetales 148, 156, **160**,  
 187, 319, 457  
 Equisetites **161**, 164  
 — arenaceus 160\*, 162, 434  
 — Burckhardti 162  
 — columnaris 162  
 — gracilis 160\*, 162  
 — Hemingwayi 161, 430  
 — mirabilis 161  
 — Mougeoti 162  
 — Münsteri 162  
 — platyodon 162  
 — suecicus 160\*  
 Equisetostachys 163

- Equisetum 160, **163**, 165,  
 166, 168, 174, 177, 183,  
 447  
 Eremophyllum 367  
 Eremopteris 87  
 — artemisiaefolia 87\*  
 Eretmophyllum 244, 257,  
**303**, 305  
 Erica 398  
 — arborea 398  
 — ciliaris 420  
 — mediterranea 420  
 Ericaceae 398  
 Ericales 398  
 Ericophyllum 398  
 Eriocaulaceae 355  
 Eriocaulon porosum 355  
 Eriophoretumtorf 418  
 Eriophorum vaginatum 418  
 Eristophyton 142  
 Erodium 380  
 Erythrina 379  
 Erythroxyton 408  
 Eptapteris 90, 118, 119, **120**  
 — diypsilon 115\*  
 Ettinghausenia 367  
 Eucalamites 172  
 Eucalyptus 395  
 — angustus 393\*  
 Euclea 400  
 Eudaphniphyllum 392  
 Eugeinitzia 320, 341  
 Eulonchopteris 94  
 Eumycetes 31  
 Eupecopteris 92, 95, 106  
 Euphorbiaceae 246, 382  
 Euphoriopsis 387  
 Euryale europaea 415, 465  
 — limburgensis 415  
 Eusideroxyton 374  
 Eusigillaria 212, 213\*  
 Eusporangiatae 37  
 Eutrophe Torfbildungen 418  
 Evonymus 384  
 — germanica Menz. 383\*  
 Exarch (Leitbündel) 141, 156  
 Excipula 31  
 Excipulites 31  
 — Callipteridis 31  
 — Neesi Goepf. 31\*  
 Exocarpus 368
- Exotesta (bei Samen) 265  
 Extralakustre Mischmoore  
 419
- F**
- Fadenpilze 31  
 Fagaceae 361  
 Fagales 361  
 Fagus 361, 363, 408, 416  
 — Antipofi 362  
 — castaneaefolia 362  
 — Deucalionis 362  
 — Feroniae 362\*  
 — ferruginea (miocenica)  
 362\*  
 — intermedia 362\*  
 — japonica 362  
 — Marsilii 362  
 — pliocenica 362\*  
 — polyclada 361, 362  
 — prisca 361, 362  
 — pristina 362  
 — silvatica 362, 412  
 — -Flora 417  
 Farinosae 355  
 Farne, Farngewächse **37 ff.**,  
 usw. 433  
 Farnrhizome 113  
 Farnstämme 64, 104, **106 ff.**  
 Faulschlamm 155  
 Favularia 211, 213\*, **215**,  
 220, 221, 223, 429  
 Favularische Sigillarie 214\*,  
 219\*, 220\*, 221, 222  
 Fayolia 11  
 Fegonium 408  
 Feildenia 257, **304**  
 Fettkohle 150  
 Fichte 326, 331, 411, 419  
 Fichten-Flora 417  
 Fichtenzone 417  
 Ficophyllum Font. 366  
 Ficus 346, 366, 416  
 — carica 367, 415  
 — tiliaefolia 366, 367\*  
 Filicales 37, 242, 480, 483  
 — eusporangiatae 68  
 — leptosporangiatae 37  
 Fittonia 271  
 Flabellaria 354  
 — Johnstrupi 14
- Flachmoore 36, 419  
 Flacourtiaceae 391  
 Flagellaten 425  
 Flechten 34  
 Fließwülste 14  
 Florenrelikte 446 ff.  
 Flysch 12, 13  
 Foliar gap 52, 129  
 Folliculites carinatus 352,  
 383  
 — Kaltennordheimensis  
 360\*, 383  
 Foraminiferen 21  
 Forskoleanthium 367  
 Fothergilla 375, 376  
 Fragaria 378  
 Frankenberger Kornähren  
 7, 334, 335\*  
 Fraxinus 368, 400  
 Fraxinus excelsior 400, 412  
 — sect. Fraxinaster 400  
 — macrophylla 401\*  
 — sect. Ornus 400  
 — Ornus 400  
 — primigenia 401\*  
 Frenela 324  
 Frenelopsis 324  
 — Hoheneggeri 324  
 Frullania 35  
 — acutata 35\*  
 Fucaceae 24  
 Fucoideae 24, 26  
 Fucoiden 12, 13  
 Fucoïdes 24  
 — Cauda galli 14  
 — digitatus 297  
 — serra 10  
 Fucus 11, 12, 24, 25  
 Fungi 30
- G**
- Gagat 6  
 Galium 404  
 Gallionella distans 19\*  
 Gangamopteris 104, 456 ff.  
 — cardiopteroides 459  
 — cyclopteroides 103\*, 104  
 Gardenia 404, 440  
 — Wetzleri 404\*  
 Gastrolobium 379  
 Gastropoden 18



- Gaultheria 398  
 Geinitzia 320, 341, 440  
 Genista 379  
 Gentianaceae 401  
 Geographische Verbreitung  
   d. karbonisch-permischen  
   Floren 454\*  
 Geraniaceae 380  
 Geraniales 380  
 Geranium 380  
   — Beyrichi 381\*  
 Getonia 383  
 Gigantopteris 147, 456  
   — americana 147\*  
 Gigartinites 26  
 Ginkgo 262, 299, 303, 304,  
   306, 307, 440, 448  
   — adiantoides (Ung.) Hr.  
   300, 448, 449  
   — biloba 125, 244, 297\*,  
   298\*, 300, 303, 449  
   — cuneata 306  
   — digitata 300  
   — Huttoni 300  
   — martenensis 306  
   — obovata 300, 303  
   — Obrutschewi 300  
   — pluripartita 300, 448  
   — sibirica 300\*  
 Ginkgoaceen 244, 297 ff., 303  
 Ginkgoales 244, 299  
 Ginkgodium 244, 297, 300,  
   301, 303  
   — Nathorsti 303\*, 304  
 Ginkgoites 299, 316  
   — crassipes 302  
   — lobata 302  
 Ginkgophyllum 306  
 Ginkgophyta 55, 244, 252,  
   257, 261, 270, 296 ff., 436,  
   474, 480  
 Ginkgopsis 306  
 Girvanella 17, 20, 21  
   — problematica 21\*  
 Glacialflora 416  
 Gleditschia 378, 379  
 Gleichenia 56\*, 57, 58  
   — gracilis 57  
   — Rostafinskii 57  
 Gleicheniaceae 56 ff., 71, 74,  
   431, 437  
 Gleichenien 74  
 Gleichenites 57  
   — elegans 57  
 Glenopteris 147  
 Gletscherweiden 358  
 Gliederpflanzen 148, 428  
 Gloeocapsa 425  
 Gloeocapsomorpha 425  
 Glossopterides 102, 104  
 Glossopteris 102, 103, 104,  
   448, 456, 478  
   — Browniana 102, 103\*  
   — indica 102, 462  
   — retifera 102  
   — -Flora 28, 151, 456  
 Glossozamites 275, 437  
 Glumiflorae 352  
 Glycyrrhiza 379  
 Glyptostroboxylon 339, 341  
 Glyptostrobus 315, 317, 441,  
   444, 450, 464  
   — europaeus Hr. 317  
   — heterophyllus 316\*  
 Gnetaceae 407, 480  
 Gnetales 245  
 Gnetopsis 131, 264\*  
 Goldlärche 328  
 Gomphonema truncatum 19\*  
 Gomphosphaeria 29  
 Gomphostrobus 190, 261,  
   315  
   — bifidus 190  
 Gonatosorus 40  
 Gondwana (-flora) 28, 48,  
   60, 67, 102, 145, 151, 448,  
   454\* ff.  
 Goniopteris 93, 147  
 Gramineae 352, 355  
 Grammatopteris 122  
 Graphit 3  
 Graptolithen 10  
 Grenztorf 419  
 Grewia 390  
 Grewiopsis 390  
 Grünalgen 19  
 Guajacum 381  
   — quinquealatum 381\*  
 Guilelmites 16  
 Guttiferae 391  
 Gymnocladus 378, 379  
 Gymnospermae 242 ff., usw.
- Gymnospermensamen 262  
 Gynophor 286  
 Gyrochorda 11  
 Gyrogonites 10  
 Gyromyces Ammonis 11  
 Gyroporella 22\*, 23
- H**
- Haitingeria Krasseri 271  
 Halimeda 21  
 Halimodendron 379  
 Haliserites 24, 25, 190  
 Haliserites Dechenianus 25\*  
 Halonia 202, 204, 207  
   — tortuosa 204\*  
 Halorrhagidaceae 395  
 Hamamelidaceae 367, 375,  
   377  
 Hamamelidanthium 376  
   — succineum 365\*  
 Hamamelis 375, 376  
 Hamamelites 376  
 Haptographites 32  
 Harlania 13  
 Hasel 419, 420  
 Hausmannia 42, 45, 49, 436,  
   449  
 Hawlea 62\*, 63  
 Hedera 396  
   — Helix 396  
   — Kargii 397\*  
   — Philiberti 397\*  
 Heidezone 417  
 Heliotropites 402  
 Helleborites 371  
 Helleborus 371  
 Hemintholithi (Psaronius)  
   110  
 Helminthostachys ceylanica  
   68  
 Helobiae 293, 351  
 Hemitelia 71  
 Hepaticae 34, 35, 36, 480  
 Heterangium 79, 88, 129,  
   133, 198  
   — Grievei 88, 133\*, 134, 135  
 Heterocalyx 383  
   — Ungeri 383\*  
 Heterosporie 65, 122, 154,  
   190, 192, 193  
 Hexapterospernum 265

- Hieracites 405  
 Hierogramme 141  
 Hippocastanaceae 387  
 Hippocratea 385  
 Hippocrateaceae 385  
 Hippocrateoxylon 385  
 Hippophaes 394  
 Hippuris 395  
 Hiraea 382  
 — borealis 381\*  
 Hochmoor 419  
 Hoeninghausi-Gruppe(Sphenopteris) 83  
 Hohldrücke 7  
 Holcospermum 266  
 Holopleura 369  
 Homologie 122  
 homospor 154, 158  
 Hornea 426, 467, 480  
 Hornschwämme 18, 29  
 Huttonia 179, 182  
 — spicata 179  
 Hydrangea 375, 402  
 Hydrocaryaceae 395  
 Hydrocharis 352  
 Hydrocharitaceae 352  
 Hydrocleis perianthoides 352  
 Hydrocotyle natans 415  
 Hydrodictyaceae 19, 29  
 Hydropterangium 123  
 Hydropterides 125, 155, 436  
 Hyenia sphenophylloides 428, 467, 480  
 Hymenaea 378  
 Hymenolobium 379  
 Hymenophyllaceen 37, 38\*, 67, 431, 471  
 Hymenophyllites quadridactylites 38\*  
 Hymenophyllum bivalve 38\*  
 — hirsutum 38\*  
 — Waldenburgense 38  
 Hymenotheca 66  
 Hyoserites 405  
 Hypocoum procumbens 415  
 Hyphomycetes 31  
 Hypnum exannulatum 410  
 — fluitans 410  
 — giganteum 412  
 — Richardsoni 412  
 Hypnum stellatum 410  
 — turgescens 412  
 Hysterites 31  
 Hysterium 31  
 Hythia 408
- I**
- Icacoraea 399  
 Ilex 384  
 — aquifolium L. 362\*, 384, 415  
 — berberidifolia 383\*  
 — canariensis 384  
 — longifolia 383\*  
 Illiciphyllum 384  
 Illicium 370  
 illyrische Gebirgsflora 413  
 infraboreale Periode 418  
 Infranodalkanäle (bei Calamites) 170  
 Inga 378  
 Inkohlung 3, 6, 30  
 Inkrustate 6, 9  
 Integument 131  
 Interseminalschuppen (bei Bennettiteen) 243, 281  
 Inversicatenales 113, 114  
 Iridaceae 357  
 Iridium 357  
 Iris 357  
 — Escheri 357  
 Isoëtaeaceae 184, 187, 195, 233, 238  
 Isoëtales 241  
 Isoëtes 223, 234, 238, 241  
 — lacustris 186\*, 195, 234  
 Isoëtineae 186, 233  
 Isoëtites 234  
 — Choffati 234  
 Isoëtopsis 234  
 Ixora 404
- J**
- Jacaranda 403  
 Jetztzeit 418  
 Juglandaceae 246, 359, 387  
 Juglandales 359  
 Juglans 360  
 — cinerea 360\*  
 — nigra 360  
 — regia 360, 415  
 Juglans Sieboldiana 360  
 Juncaceae 356  
 Juncaginaceae 351  
 Juncus 356  
 Jungermannia 35  
 Juniperoxylon 324  
 Juniperus 323, 324  
 — sect. Oxycedrus 324  
 — — Sabina 324
- K**
- Kätzchenträger 348  
 Kaenophyticum 442  
 Kaidacarpum 351  
 — suecicum 163  
 Kalamitenblüten 149  
 Kalkalgen 21, 424, 425, 466  
 Kalkmudde 418  
 Kalksteinbildner 27  
 Kalktuff 9  
 Kaloxylon Hookeri 126, 129\*  
 Kalymma 143  
 Karbonflora 428  
 katadrom 74, 89, 91  
 Kaulfussia 59, 61, 64, 450  
 Kauliflorie 471  
 Kaurifichte 311  
 Kennedyya 379  
 Kerosene shale 27  
 Keteleeria 327  
 — Löhri 327  
 Kidstonia 51, 52, 62, 65\*  
 Kiefer 411  
 Kiefern-Flora 417  
 Kiefernzone 417  
 Kieselalgen 17  
 Kieselgur 18, 19\*  
 Kieselknollen 6  
 Kieseloolithe 425  
 Kiggelaria 391  
 Kletterfarne 71  
 Klimaverschlechterung während der Eiszeit 465  
 Klukia 55  
 — exilis 55  
 Knema 371  
 Knorria 196, 197, 210, 434  
 — acicularis 210  
 Knorripterideae 105, 112  
 Knorripteris 434  
 — Jutieri 112\*, 434

- Knorripteris Mariana  
   112  
 Koelreuteria 388, 464  
 Koniferenhölzer 406  
 Konkretionen 6, 9, 14, 15  
 Krannera 257, 312  
 Kriechspuren 11  
 Kuckersit 425  
 Kupferschiefer 95, 102
- L**
- Labiatae 402  
 Laccopteris 42, 43, 47, 61,  
   435, 436, 449  
 — elegans 43  
 — Goeperti 43\*  
 — Münsteri 43  
 — polypodioides 43  
 Lagenostoma 131, 135, 237,  
   **263**  
 — Lomaxi 86, 127, **130\***  
 — ovoides 131  
 — Sinclairi 131  
 Lagenostomeae 63, 131  
 Lagynophora 24  
 Laminaria 25  
 Laminariaceae 24  
 Laminarites 14  
 Lärche 328  
 Larix 328, 339  
 — decidua 328  
 — sibirica fossilis 328  
 Lastrea 42  
 Laubhölzer 407 ff.  
 Laubmoose 34, 35, 36, 480  
 Lauraceae 371, 393, 439, 464  
 Laurelia 371  
 — rediviva 371  
 Laurinoxylon 408  
 Laurophyllum 344, 374  
 Laurus 372, 374, 416  
 — canariensis 373, 374, 415  
 — nobilis 373, 374  
 — primigenia 372\*  
 Lawsonia inermis 394  
 Lebbermudde 418  
 Lebermoose 34, 35, 480  
 leaf-gaps 53  
 Ledum 398  
 Leguminosae 378  
 Leguminosites 380
- Leioderma (Sigillaria) 221  
 — spinulosa 214, 220  
 leioderme Form (Sigillarien)  
   213\*, 214\*, 215, 220  
 Leitfossilien 348  
 Lemna 355  
 — pedicellata 355  
 Lemnaceae 355  
 Lentibulariaceae 403  
 Lepidocarpon **236**, 241, 254,  
   431  
 — Lomaxi 236\*, 237  
 — Wildianum 237  
 Lepidodendraceae 185, **193** ff.,  
   210, 222, 240  
 Lepidodendron **193\*** ff. usw.,  
   427, 428, 447, 456, 469  
 — aculeatum 194\*, 195, 198,  
   201, 452  
 — australe 225  
 — burnotense 190  
 — brevifolium 199, 200  
 — dichotomum 196  
 — Haidingeri 461  
 — Harcourtii 199, 201, 202  
 — mundum 210  
 — obovatum 195\*, 196, 198,  
   201, 452  
 — oculus felis 196, 456  
 — pettycurense 198  
 — punctatum 40  
 — rhodumnense 198, 201,  
   218  
 — rimosum 196  
 — saalfeldense 198, 201  
 — selaginoides 198, 199  
 — vasculare 198, 199, 241  
 — Veltheimi 194\*, **195**, 198,  
   199\*, 200, 204, 206, 230,  
   429, 452  
 — Volkmannianum 195,  
   196\*, 452  
 — Williamsoni 199  
 — Wortheni 196  
 — Wunschianum 201  
 Lepidophloios 193, 198, **200\***,  
   **202**, 204\*, 429, 441, 458  
 — fuliginosus 199, 201  
 — laricinus 202, 203\*  
 — macrolepidotus 202  
 Lepidophyllum **204** ff.\*, 222
- Lepidophyllum lanceolatum  
   206  
 — majus 205\*  
 — Waldenburgense 206\*  
 Lepidophyten 192 ff. usw.,  
   195, 428, 433  
 Lepidopteris 49, 72, 148  
 — Ottonis 148, 435  
 Lepidospermae 236, 242  
 Lepidostrobos **205\***, 210,  
   224, 236, 434  
 — Brownii 207  
 — Delagei 207  
 — oldhamius 206, 241  
 — variabilis 206  
 — Veltheimi 206, 207  
 Leptomeria 354, 368  
 Leptospermocarpum 395  
 Leptospermoidea 395  
 Leptospermum 395  
 Leptosporangiatae 37  
 Leptostrobos 322\*, 333  
 Lesleya 102  
 Leucothoë 398  
 Lianen 155  
 Libocedrus 324, 325  
 — salicornioides 316, 324  
 Lichenes 34  
 Ligula **183**, 194, 233, 310  
 Ligulargrube 211  
 Ligustrum 400  
 — vulgare 400  
 Liliaceae 356, 407  
 Liliiflorae 356  
 Lillia 408  
 limnische Bildung 418, 468  
 Linaceae 381  
 Lindera 373, 374  
 Linguifolium 462  
 Linopteris 11, 99, 101, 275,  
   431, 432  
 — Brongniarti 100\*, 101  
 — Germari 101  
 — Münsteri 101  
 — neuropteroides 101, 452  
 — obliqua 101  
 Liquidambar 375, 414, 464  
 — europaeum 375\*, 376  
 Liriodendron 370, 414, 442,  
   464  
 — Meekii 372\*

- Liriodendron simplex* 372\*  
*Litchi* 387  
*Lithothamnion* 26, 27  
 — *amphirhoaeformis* 26  
 — *Goldfussi* 26\*  
*Litorinazeit* 418, 419  
*Litsea* 374  
 Lößablagerungen 410  
 Loganiaceae 401  
*Loiseleuria* 398  
*Lomaria coriacea* 125  
*Lomatopteris* 72, 95, 146  
 — *cirinica* 73\*  
*Lonchopterides* 431  
*Lonchopteridium* 94  
*Lonchopteris* 71, 73\*, 77,  
 94, 100, 431, 455, 456  
 — *Bricei* 94  
 — *conjugata* 94  
 — *eschweilleriana* 94  
 — *rugosa* 94, 455  
 — *silesiaca* 73\*  
*Lonicera* 405  
*Lophoctenia* 13  
 Loranthaceae 368  
*Loranthus* 368  
*Ludoviopsis* 355  
 Luftwurzelmantel (bei  
 Psaronius) 108  
*Lunzia austriaca* 270  
 Lycopodiaceae 184, 187, 241  
 Lycopodiales 183 ff., 195,  
 238, 426, 427, 429, 431,  
 480, 483  
 — *eligmatae* 183, 184,  
 187 ff.  
 — *ligulatae* 183, 185, 188,  
 191 ff.  
*Lycopodites* 36, 187, 204  
 — *carbonaceus* 187, 210  
 — *hostimensis* 187  
 — *lanceolatus* 187  
 — *Stocki* 187  
 — *Zeilleri* 191\*  
*Lycopodium* 184, 187, 204,  
 447  
 — *clavatum* 184\*  
*Lycopsidea* 484  
*Lycopus* 402  
*Lycostrobos* 187, 240, 269  
 — *Scotti* 234  
*Lyginodendreae* 126, 135  
*Lyginodendron* 218, 219,  
 223  
 — 86, 88, 125, 126 ff.\*, 142,  
 143, 225, 255, 263  
 — -Erhaltungszustand 126  
 — *oldhamium* 126, 127\*,  
 219  
*Lyginopteris* 126  
*Lygodium* 54, 55, 67  
 — *Kaulfussi* 54  
 Lythraceae 394
- M
- Maba* 400  
*Macclintockia* 367, 371  
*Machaerium* 379  
*Macreigthia germanica* 400\*  
*Macropiper* 358  
*Macrostachya* 174, 179, 182  
 — *Hauchecornei* 179, 180  
 — *infundibuliformis* 179  
*Macrotaeniopteris* 102  
*Macrozamia* 284  
*Madenfarn* 63  
*Madenstein* 63  
*Maeandrites* 13  
*Maesa* 399  
*Magnolia* 370, 414, 464, 476  
 — *grandiflora* L. 370  
 — *Kobus* 414  
 Magnoliaceae 293, 370, 407,  
 438, 442, 450  
 — Abstammung 438  
*Magnoliastrum* 370  
*Majanthemophyllum* 357  
 — *petiolatum* 357  
 Makrophyllineae 427, 428  
 Makrosporangien 122, 125,  
 154, 155  
*Malaspinagletscher* 411  
 Malpighiaceae 382  
*Malpighiastrum* 382  
 Malvales 389  
*Mammea* 391  
*Mammuthbaum* 450  
 Mangrove-Gewächse 469  
 Marantaceae 357  
*Marattia* 59\*, 283  
 Marattiaceae, Marattiales 37,  
 52, 58, 59\* ff., 92, 106,  
 291, 433, 449, 471  
*Marattiopsis* 59, 60, 101,  
 274, 449  
 — *Münsteri* 59  
*Marchantia* 34, 35  
*Marchantites* 35  
 — *sezannensis* 35  
*Margaritopteris* 97  
 Mariopteridischer Aufbau  
 74, 75  
*Mariopteris* 5, 58, 74, 89,  
 96, 134  
 — *acuta* 89  
 — *Beneckeii* 89  
 — *Dernoncourti* 89  
 — *laciniata* 89  
 — *latifolia* 89  
 — *muricata* 4\*, 75, 89\*, 90  
 Marksteinkern 159  
 Marsiliaceae 122, 123  
*Marsilia* 122, 155  
 — *Nathorsti* 123  
*Marsilidium* 123, 151  
*Masculostrobos* 269, 307, 331  
 — *Zeilleri* 331  
*Matonia* 42 ff.  
 — *pectinata* 42, 437, 449  
 — *Wiesneri* 42, 449  
 Matoniaceae 42 ff., 48, 61,  
 431, 435, 536, 444, 448,  
 449, 483  
*Matonidium* 42, 43, 436,  
 437, 449  
*Matonidium Goepperti* 42\*,  
 44, 49  
*Maytenus* 385  
 Mazerationsgemisch,  
 Schulzesches 4  
 Mazerationsmethode 4  
*Medicago* 379  
 Medullation 53, 122  
 Medullationshypothese 53  
*Medullosa* 94, 100, 136 ff.,  
 280  
 — *anglica* 135, 141  
 — *Leuckarti* 139  
 — *pusilla* 137  
 — *Solmsi* 137\*, 138\*  
 — *stellata* 136\*, 138\*, 139,  
 280

- Medulloseae 135 ff., 142  
 Megalopteris 94, 455  
 Megaloxylon 248  
 Megaphyton 107 ff.  
 — Mac Layi 108\*  
 Melastomaceae 395  
 Meliaceae 368, 382, 387  
 Mengea 377  
 Menispermaceae 367, 368,  
 371, 377  
 Menispermites 371  
 Menispermum 371  
 Menyanthes 401  
 Mertensia 57, 58  
 — dichotoma 56\*  
 — glaucescens 56\*  
 — pubescens 56\*  
 Mertensides 57  
 Mesarch (Leitbündel) 129,  
 131  
 Mesophyticum 442  
 Mesopitys Tschichatscheffi  
 142  
 Mesostrobos 210  
 Mesotrophe Torfbildungen  
 418  
 Mesoxyloaceae 242, 254  
 Mesoxylo 248, 254, 256,  
 266  
 — multirame 254  
 Mespilus cuneata 415  
 Metaclepsydrapsis 117, 118,  
 120  
 — duplex 54, 115\*, 117  
 Metroxylon 408  
 Miadesmia 237, 240, 431  
 — membranacea 237  
 Michelia 370  
 Microcachrys 307, 308  
 Micrococcus Zeilleri 30  
 Microlepidium 320  
 — striatulum 319\*  
 Micropodium 379  
 Microspermae 357  
 Microzamia gibba 270  
 Mikrophyllineae 427  
 Mikrosporangien 122, 154,  
 155\*  
 Mimosites 378  
 Mimosoideae 378  
 Mimusops 399  
 Mitrospermum 266  
 Mixed pith 54  
 Mizzia 23  
 Moderne Hoftüpfelung 338  
 Mollinedia 371  
 Monimiaceae 371  
 Monochlamydeae 347, 349  
 Monoglacialismus 409, 411,  
 412  
 Monokotyledonen 246, 293,  
 347, 349, 351 ff., 439  
 Monokotylenhölzer 406 ff.  
 Moos-Achat 15  
 Moose 34 ff., 187, 480  
 Moostorf 419  
 Moquilea 378  
 Moraceae 366, 377  
 Moriconia 324  
 Morinda 404  
 — Brongniartii 404  
 Morus 366  
 Mucuna 379  
 Musa 357  
 Musaceae 357  
 Musaceenknospen 258  
 Musci frondosi 34, 36, 480  
 Muscites 34  
 — polytrichaceus 36  
 — tortifolius 35\*  
 Musophyllum 357  
 Mycorrhiza 32\*, 33, 189,  
 248  
 Mycorrhizonium 33  
 Mylopteris 136  
 Myloxylo 94, 100, 136,  
 141, 249  
 — Landrioti 140\*  
 Myosotis 402  
 Myrianites 13  
 Myrica 359, 368  
 — acutiloba 360\*  
 — vindobonensis 360\*  
 Myricaceae 359  
 Myricales 359  
 Myriophyllites 174  
 Myriophyllum 395  
 — spicatum 412  
 Myriothea 62  
 — Desaillyi 61, 62, 92  
 Myristicaceae 371  
 Myrsinaceae 398  
 Myrsine 399  
 — celastroides 399  
 Myrsinites 399  
 Myrsinophyllum 399  
 Myrsinopsis 398  
 — succinea 399\*  
 Myrtaceae 394  
 Myrtiflorae 392  
 Myrtophyllum 395  
 Myrtus 416  
 — communis 395  
 — Veneris 395  
 Myxomyceta 30  
 Myxomycetes Mangini 30  
 Nacktsamer 242  
 Nadelbäume 244, 307  
 Nageiopsis 308, 438  
 Najadaceae 351  
 Najadita 36  
 Najas flexilis 415  
 — major 415  
 — minor 415  
 Nathorstia 61, 450  
 Nathusia 400  
 — rugosa 401\*  
 Nauclea 404  
 Navicula gibba 19\*  
 Nectandra 374  
 Negative 7  
 Negundo triloba 387  
 Nelumbium 369  
 Nelumbo 369  
 Nematophycus 24  
 — dechenianus 25  
 — Logani 25  
 Nematophyton 24  
 Nemertites 13  
 Nemopantes 384  
 Neocalamites 164  
 — Carrerei 164  
 — hoerensis 160, 164  
 — Meriani 164  
 Neomeridae 23  
 Neomeris 21, 22, 23  
 neotropische Florenelemente  
 349  
 Nephelieae 387  
 Nephelium 387  
 Nephrodium 42  
 — decursivepinnatum 73  
 Nephropsis 306

Nereiten 11, 13  
 Neritinium 401  
 Nerium 416, 440  
 — Oleander 401  
 — sarthacense 401\*  
 Neuraethopteris 100  
 Neurocallipteris 100  
 Neurodopteris 100  
 Neuropteriden 71, 77, 94,  
 99 ff., 138, 431  
 neuropteridisch 77  
 Neuropteridium validum  
 67, 457, 458  
 Neuropteris 5, 77, 94, 99,  
 138, 140, 266, 429, 432, 470  
 — antecedens 100  
 — gigantea 77\*, 100\*, 101,  
 452  
 — heterophylla 96, 98\*,  
 99\*, 140  
 — obliqua 100  
 — ovata 100, 455  
 — rarinervis 100  
 — Scheuchzeri 101  
 — Schlehani 99\*, 100  
 — tenuifolia 100  
 Neuroptero-Medullosa 138  
 Neurospermum 266  
 Nicolia 408  
 Nilssonina 274, 278, 293 ff.\*,  
 435, 440, 447, 448  
 — acuminata 296  
 — brevis 294\*, 296  
 — compta 296  
 — comtula 296  
 — orientalis 296  
 — polymorpha 295\*, 296  
 — pterophylloides 294,  
 295\*  
 — schauburgensis 296,  
 437, 448  
 — taeniopteroides 295  
 Nilssoniales 243, 267, 293 ff.,  
 436  
 Nilssoniopteris 295  
 Nipadites 354  
 Noeggerathia 69, 258, 277,  
 456  
 — foliosa 68, 69, 259\*  
 — intermedia 260  
 — vicinalis 69, 260

— zamitoides 260  
 Noeggerathiopsis 255, 256,  
 448, 459, 460  
 — („Cordaites“) Hislopi  
 255\*, 463  
 Nordenskiöldia 390  
 Norfolkkanne 310  
 Norimbergia 55  
 Notelaea 400  
 Nothofagus 363, 465  
 Nulliporen 10, 27  
 Nuphar 370  
 Nyctaginaceae 369  
 Nymphaea 370  
 — Lotos 370  
 Nymphaeaceae 369  
 Nymphaeites 370  
 — Ludwigi 370\*  
 — rhoenensis 369\*  
 Nyraner Plattelkohle 155  
 Nyssa 394, 397  
 — ornithobroma 397\*  
 — rugosa 397\*  
 Nyssidium 397

## O

Oasen (Bunts.) 414  
 Ocotea 374  
 — foetens 373  
 Odontopteriden 71, 95, 138,  
 431  
 odontopteridisch 95, 144,  
 145, 146  
 Odontopteris 96, 98, 138, 432  
 — Brardi 96  
 — Coemansi 71  
 — genuina 96  
 — minor 71, 96, 97\*, 98  
 — osmundaeformis 96  
 — Reichiana 96\*  
 — subcrenulata 96  
 Olacaceae 368  
 Oldhamia 12  
 — antiqua 12  
 Olea 400  
 Oleaceae 400  
 Oligocarpia 58, 60  
 — Brongniarti 58\*  
 — Gutbieri 57\*  
 — lindsaeoides 57\*  
 Oligotrophe Torfbildungen  
 418  
 Omphalophloios 186, 225\*,  
 239  
 Omphalophloios anglicus  
 225\*  
 Oncopteris 39  
 Onoclea 41, 67  
 Ononis 379  
 Onychiopsis 41  
 — Mantelli 41, 437  
 Onychium 41  
 Oolithe 20, 21, 424  
 Ophioglossaceae 37, 67, 81,  
 120, 156  
 Ophioglossales 37, 67  
 Ophioglossites antiquus 69  
 Ophioglossum 68  
 — eocenicum 69  
 — granulatum 69, 331  
 — palmatum 69  
 Orchidaceae 357  
 Oreodaphne 372, 373, 374  
 Oreopanax 396  
 Orphanidesia 398  
 Osmunda 49 ff.  
 — javanica 49  
 — lignitum 49  
 — regalis 49\*, 54  
 Osmundaceae 49\*, 50\* ff.,  
 60, 62, 91, 118, 134, 241,  
 431, 433, 448, 450  
 Osmundaceenstämme 52,  
 104, 118  
 Osmundites 52, 114  
 — Dunlopi 52, 53  
 — Kolbei 52, 118  
 — schemnitzensis 50, 52  
 — skidegatensis 52  
 Osteokollen 14, 15  
 Ostrya 361, 416, 464  
 Osyris 368  
 Otozamites 275, 278, 279,  
 436, 437, 477  
 — brevifolius 275\*  
 — Klipsteini 275, 437  
 — Trevisani 275\*  
 Ottelia 352  
 Ottokaria 457, 458  
 Oxalidaceae 381  
 Oxalidites 381

## P

- Pachypteris 144, 145  
 Pachytesta 141, 264  
 Pachytheca 25  
 Pagiophyllum 311, 315, **335**,  
 434  
 — peregrinum 334\*, 335  
 Palaeocypris 324  
 Palaeodictyon 20  
 Palaeohepatica Roemeri 35  
 — Rostafinskii 35\*  
 Palaeophyticum 442  
 Palaeopteris 80, 107  
 Palaeorchis 357  
 Palaeorhachis 354  
 Palaeostachya 177\* ff.  
 — distachya 178, 179  
 — Ettingshauseni 178  
 — pedunculata 178  
 — vera 178\*, 179, 182  
 Palaeotaxus rediviva 309  
 Palaeothalia 357  
 palaeotropische Floren-  
 elemente 349  
 Palaeovittaria 102  
 Palaeoweichselia 72, 88  
 — Defrancei 72\*, 95, 456  
 Palaeoxyris 11  
 Palissya 309, 336  
 — sphenolepis 308\*  
 Paliurus 388  
 — Thurmanni 388\*  
 Palmacites Daemonorops  
 354  
 — Reichi 12  
 Palmae 353, 406, 439, 441,  
 464  
 Palmatopteris 75\*, 452  
 — furcata 75\*, 89  
 — subgeniculata 89  
 Palmenhölzer 406  
 — -samen 10  
 Palmoxylon 353, 406, 408  
 — lacunosum 353\*  
 Panax 396  
 Pandanaceae 292, 351  
 Pandanaceenfrüchte 163,  
 354  
 Pandanales 351  
 Pandanus 351  
 Panescorsea 14  
 Papaveraceae 374  
 Papaverites 374  
 Papilionatae 379  
 paralische Kohlenbecken  
 456, 468, 470, 477  
 Parca decipiens 467  
 Parichnos 195, 201\*, 205,  
 217\*, 233, 469  
 Parietales 391  
 Parischia 383  
 Parkia 378  
 Parkinsonia 378  
 Parmelia 34  
 Parrotia 376  
 Parthenites 405  
 — priscus 405\*  
 Pasania 364  
 Passiflora 392  
 Passifloraceae 392  
 Patzea 368  
 Paullinia 387  
 Paulownia 402  
 Pavetta 404  
 Pecopteriden 92, 105  
 pecopteridisch 50, 76\*, 77,  
 92  
 Pecopteris 38, 54, 61, 63,  
 71, 77, 92, 429, 431, 432  
 — arborescens 76\*, 93, 432  
 — aspera 62, 92, 93  
 — Candolleana 93  
 — exilis 55  
 — feminaeformis 93, 432  
 — hemitelioides 93  
 — Miltoni 63, 92, 93, 452  
 — pennaeformis 54, 92, 93  
 — Pluckeneti 74\*, 93\*, 106,  
 432  
 — plumosa 62, 71\*, 92, 447  
 — polymorpha 63, 64, 93  
 — Sterzeli 105\*, 106  
 — unita 64\*, 93  
 Pecoptero-Medullosa 138  
 Pediastrum 29  
 Pelourdea 256, 257  
 Pentaphylacaceae 384  
 Pentaphylax 391  
 — Oliveri 384, 392\*  
 Perikaulom (-theorie) 482  
 Periploca graeca 402  
 Perithechien 31  
 Permokarbonische Ver-  
 eisung 460, 473, 477  
 Peronosporites antiquarius  
 32  
 Persea 372, 373, 374  
 Petraea 402  
 Petrosphaeria japonica 33  
 Pflanzenkiesel 192  
 Phaeophyceae 24  
 Phanerogamen 122, 125  
 Phaseolobium 379  
 Phegopteris 93  
 Phellodendron 381  
 — elegans 415  
 Phialophloios 186, 225  
 — quadratus 225  
 Philadelphus 375  
 — tertarius 365\*  
 Phillyrea 400  
 Phoebe 374  
 Phoenicites spectabilis 355\*  
 Phoenicopsis 244, 257, 297,  
 304\*  
 — speciosa 304\*  
 Phoenix 355  
 — Eichleri 354  
 Phoradendron 368  
 Phragmites 352  
 — oeningensis 352\*  
 Phragmitetumtorf 418  
 Phycodes 13, 14  
 — circinnatus 14  
 Phycomycetes 32  
 Phylladoderma Arberi 256  
 Phyllites 344  
 Phyllocladoxylon 308, **339**,  
 341  
 Phyllocladus 145, 308, **309**,  
 341  
 Phyllocytes 13  
 Phylloglossum 184  
 — Drummondi 184\*  
 Phyllostrobus 324  
 Phyllotenia 257  
 Phyllothea 164, 165\*, 448,  
 457, 459  
 — deliquescens 164, 165\*  
 — equisetiformis 166  
 — frondosa 165  
 — indica 164  
 — Rallii 165

- Phyllothea robusta* 164, 165\*  
*Physematopitys* 298  
*Physoporella* 23  
*Physostoma* 262, 263, 266  
— *elegans* 131  
*Phytelephas* 10  
*Picea* 326, 328\*, 331, 339, 411, 413  
— *ajanensis* 327  
— *alpestris* 326  
— *Engleri* 326, 332  
— *excelsa* 412  
— *omorica* 327, 442  
— *omoricoides* 327, 415, 465  
— -Flora 417  
— -Zone 417  
*Piceoxylon* 339, 340  
— *laricinum* 338\*  
Piesberg-Flora 456  
*Pila* 19, 28, 29\*  
— *bibractensis* 28  
— *scotica* 28  
*Pilularia* 122, 124  
*Pimelia* 392  
Pilze 30 ff., 460  
Pinaceae 244, 307, 310  
*Pinakodendron* 184, 188, 239  
— *Ohmanni* 188\*  
Pineto-Betuletumtorf 418  
*Pinguicula lusitanica* 420  
*Pinites* 326, 333  
— *Conwentzianus* 343  
— *Ruffordi* 330  
— *Solmsi* 341  
*Pinnularia* 174  
— *viridis* 19\*  
*Pinus* 329 ff., 338 ff., 411 ff., 439  
— sect. *Balfouria* 332  
— — *Cedro-Cembra* 329  
— *Cembra* 332  
— *Coemansi* 329  
— *Corneti* 328  
— *Cramereri* 319  
— *Fittoni* 329  
— -Flora 417  
— *gibbosa* 329  
— *Heeri* 329  
— *Laricio* 329, 330  
— — -*Thomasiana* 330  
*Pinus montana* 330  
— *Nathorsti* 32, 330  
— sect. *Parrya* 332  
— *Peuce* 331, 413, 442  
— sect. *Pinaster* 329, 330\* ff., 340\*  
— *protopicea* 326  
— *Quenstedti* 330  
— *resurgens* 328\*  
— *Sauvagei* 329  
— *silvatica* 332  
— *silvestris* 330, 331, 412  
— sect. *Strobo-Cembra* 329  
— — *Strobus* 329, 331  
— *Strobus* 329, 333, 415  
— *succinifera* 331  
— sect. *Taeda* 328, 329  
— -Zone 417  
*Pinuxylon* 339, 340  
— *Paxii* 340  
*Piper* 358  
Piperaceae 358  
Piperales 358  
*Piroconites* 292  
Pirrolaceae 398  
*Pirus* 377  
*Piscidia* 379  
*Pisonia* 369  
*Pistacia* 383, 416, 464  
*Pistia corrugata* 355  
— *Mazellii* 355  
*Pithecolobium* 378  
Pittosporaceae 375  
*Pittosporum* 375, 378  
*Pityeae* 142, 248, 254, 256  
*Pityites* 326, 333  
— *Solmsi* 326, 330  
*Pityocladus* 326, 333  
*Pityophyllum* 326, 333  
*Pityospermum* 326, 333  
— *Lundgreni* 326  
*Pityosporites* 326  
— *antarcticus* 331  
*Pityostrobus* 326  
— *Heeri* 328  
*Pityoxylon* 339, 341  
— *chasense* 343  
*Pitys* 78, 142, 248, 432  
*Plagiozamites* 260, 276\*, 277  
*Planera Ungerii* 365\*  
Plantaginaceae 404  
Plantaginales 404  
Plantaginopsis 404  
*Plasmodium* 30  
Platanaceae 368, 376  
*Platanus aceroides* 376\*  
— *laevis* 376\*  
— *primaeva* 376  
Plattenringe (bei *Medullosa*) 137  
*Platyspermae* 265  
*Plectonia cretacea* 319  
pleiandrische Weiden 358  
*Pleiomerites* 399  
*Pleosporites Shirainus* 32\*, 33  
*Plesiocapparis* 374  
*Pleuromeia* 234, 240, 434, 447  
— *Sternbergi* 235\*  
— *oculina* 235  
Pleuromeiaceae 187, 234  
Pluckeneti-Aufbau 74  
*Plumiera* 401  
*Plutonia* 333  
Pneumatophoren 469  
*Poacites* 352  
*Poacordaites* 249  
*Podocarpeae* 305, 308, 331  
Podocarpoideae 308  
*Podocarpoxydon* 308, 339, 341  
Podocarpeen-Hölzer 341  
*Podocarpus* 308  
*Podogonium* 344, 379  
— *Knorrrii* 380\*  
*Podostachys* 355  
*Podozamites* 243, 275, 308, 436, 437  
— *distans* 276\*, 277  
— *lanceolatus* 277  
Polarweiden 358  
Polierschiefer 18  
Polleriana-Gruppe 213  
*Polycarpicae* 293, 347, 349, 407, 438, 439  
Polygalaceae 382  
Polygonaceae 368  
Polygonales 368  
*Polygonum* 368  
*Polylophospermum* 265



- Polypodiaceae 38, 41\*, 42, 437  
 Polypodium 41\*, 45  
 Polyporaceae 33  
 Polyporus vaporarius (f. succinea) 32  
 Polypterospermum 264\*  
 Pomaderris 389  
 Populites 358  
 Populophyllum 358  
 Populus 358  
 — alba 358  
 — arctica 448  
 — balsamifera 359  
 — canadensis 359  
 — euphratica 359  
 — Fraasii 415  
 — latior 359\*  
 — mutabilis 359\*  
 — nigra 359  
 — tremula 359, 411, 412, 416  
 Porana 402  
 — oeningensis 401\*, 402, 465  
 Porodendron 189, 207, 239  
 Porostrobos 189, 207  
 Poroxyleen 142  
 Poroxylon 254, 255, 432  
 — Sutcliffi 254  
 Posidonia 351  
 Posidonienschiefer 6  
 Posoqueria 404  
 Posteozyäne Flora 441  
 Potamogeton 351  
 — filiformis 412  
 — praenatans 351\*  
 Potamogetonaceae 351  
 Pothocites 180, 181\*  
 Potonia 100, 101, 140  
 Pramelreuthia Haberfelneri 271  
 Prepinus 341  
 Primofilices 114  
 Primulales 398  
 Principes 353  
 Prinos 384  
 Proberberideen 347  
 Propalmophyllum 14  
 Prosopis 378  
 Protamyris 382  
 Proteaceae 359, 368, 382  
 Proteales 368  
 Proterandrie 283  
 Prothallium 125  
 Protoblechnum 94  
 Protocalamariaceae 166, 180 ff.  
 Protocalamites 170, 171, 182  
 — pettycurensis 170  
 Protococcales 19  
 Protodammara 312, 336, 341  
 Protoficus 367  
 Protolepidodendron 186, 225, 427  
 Protophyllocladus 309  
 Protophyllum 367, 377  
 Protopiceoxylon 339, 340  
 Protopytyeae 142  
 Protopytys 108, 116, 142  
 Protopteris 40, 106  
 — punctata 39\*  
 Protorchis 357  
 Protorrhapis 45  
 Prototamus 357  
 Prototaxites 24  
 Prunus 378  
 — Amygdalus 378  
 — laurocerasus 378  
 Psaronieen 105, 106 ff., 433  
 Psaronii distichi 111  
 — polystichi 110  
 — tetrastichi 111  
 Psaroniocaulon 106  
 Psaronius 106 ff., 110\*, 119, 434, 447  
 — asterolithus 111  
 — bibractensis 111  
 — brasiliensis 111, 458  
 — Brongniartii 111  
 — Freieslebeni 111  
 — infarctus 109\*, 111  
 — musaeformis 111  
 — triasicus 434, 447  
 Pseudobornia 158, 159, 428, 451  
 — ursina 159  
 Pseudoborniales 148, 159  
 Pseudoctenis 147, 278  
 Pseudocycas 270, 277, 278  
 — insignis 277  
 Pseudodanaeopsis 60  
 Pseudofossilien 10  
 Pseudogeinitzia 320  
 Pseudolarix 328  
 Pseudophragmites 352  
 Pseudosporochnus 427, 443  
 Pseudotsuga 325, 327, 333, 339, 451, 464  
 — Douglasi 325\*  
 — macrocarpa 327  
 Psilophytales 190, 426, 427, 443, 466, 480, 483  
 Psilophytenperiode 427  
 Psilophyton 189  
 Psilotaceae 156, 185, 189, 190  
 Psilotaales 156, 158, 189, 261  
 Psilotiphyllum bifidum 190  
 Psilotites 190  
 Psilotum 156, 185, 190, 233  
 — triquetrum 184\*  
 Psittacanthus 368  
 Psygmophyllum 297, 305\*, 306, 427, 428, 480  
 — flabellatum 306  
 — kiltorkense 306  
 — Kolderupi 306, 427  
 — Williamsoni 306  
 Ptelea 382  
 — intermedia 381\*  
 Pteridium 73  
 Pteridospermatophyta 242  
 Pteridospermae 70, 86, 124 etc.  
 Pteridospermensamen 253, 254  
 Pteridospermophyta 242, 245  
 Pteridophyten 37 etc.  
 Pteridotheca 65  
 Pteris 41\*  
 Pterocarya 360, 464  
 — castaneaefolia 360\*  
 — limburgensis 415  
 Pterocelastrus 385  
 Pterophyllum 272 ff., 278, 279, 440, 448, 477  
 — aequale 273  
 — angustum 273  
 — blechnoides 273  
 — Braunianum 273  
 — Braunsi 273  
 — Jaegeri 273, 438  
 — longifolium 273\*, 278

*Pterophyllum Lyellianum* 273  
*Pteropsida* 484  
*Pterospermites* 391  
*Pterospermum* 368  
*Ptilophyllum* 274ff., 278, 279  
 — *acutifolium* 274\*  
 — *pecten* 271, 285\*, 287  
 — *pectinoides* 274  
*Ptilozamites* 146, 278, 293  
*Ptychocarpus* 64, 92, 93  
 — *unitus* 64\*  
*Ptychopteris* 107  
 — *macrodisca* 108\*  
*Ptychoxylon* 142  
*Puella elegantissima* 11  
*Punica* 394  
*Punicaceae* 394  
*Punicites* 394  
*Pyrenomyceten-*  
*Perithecium* 32\*, 33  
*Pyrenomycetes* 31  
*Pyxidicula* 18

## Q

*Quercinium* 408  
*Quercus* 346, 363, 364, 408, 413, 416, 442  
 — *cruciata* 365  
 — *infectoria* 363  
 — *mammuthi* 415  
 — *neriifolia* 365\*  
 — *oligodonta* 363\*  
 — *piligera* 363  
 — *primordialis* 365\*  
 — *pseudocastanea* 364\*  
 — *Robur* 363, 412  
 — *sessiliflora* 412  
 — *Tozza* 363  
 — *-Flora* 417  
 — *-Zone* 417  
*Quillaja* 377

## R

*Rachiopteris tridentata* 121  
*Radiolarien* 11  
*Radiospermae* 263  
*Ranales* 293, 369  
*Randia* 404  
*Ranunculaceae* 293, 371, 396

*Ranunculus* 371  
*Raritania* 341  
*Raumeria* 279, 283  
*Rauwolfia* 401  
*Regnellidium* 122, 123  
*Reinschia* 19, 20, 27, 29\*  
 — *australis* 28\*, 457  
*Relikte, pflanzliche* 442, 446  
*Renaultia* 61  
 — *microcarpa* 61\*  
*Restionaceae* 353  
*Retinit* 332  
*Rhabdocarpus* 94, 139, 255, 264\*, 265  
*Rhabdolithen* 29  
*Rhabdosphaeren* 29  
*Rhachiopteris aspera* 86, 126, 129, 130, 132  
 — *duplex* 117  
 — *insignis* 120  
*Rhacopteris* 68, 81, 260  
 — *asplenites* 80\*, 81  
 — *elegans* 81  
 — *inaequilatera* 80  
 — *paniculifera* 68\*, 81  
 — *transitionis* 80\*  
*Rhamnaceae* 388  
*Rhamnales* 388  
*Rhamnus* 388  
 — *höttingensis* 415  
*Rhaphiolepis* 377  
*Rhipidopsis* 244, 297, 305, 457ff.  
 — *ginkgoides* 302, 305\*, 458ff.  
 — *gondwanensis* 302, 305, 458  
*Rhizocaulon* 353, 407  
 — *Brongniarti* 353  
*Rhizocoralla* 13  
*Rhizodendron oppoliense* 39  
*Rhizomopteriden* 113  
*Rhizomopteris* 104, 113  
 — *cruciata* 45  
*Rhodea* 62, 82  
 — *Condrusorum* 82  
 — *filifera* 82  
 — *Lemayi* 82  
 — *patentissima* 82  
 — *Stachei* 82  
 — *subpetiolata* 82\*

*Rhodea tenuis* 82  
*Rhododendron* 398  
 — *ponticum* 398, 415, 464  
*Rhodophyceae* 26  
*Rhoeadales* 374  
*Rhus* 344, 384  
 — *antilopum* 384  
 — *fraterna* 384  
 — *obliqua* 383\*  
 — *orbiculata* 383\*, 384  
 — *palaeocotinus* 384  
*Rhynchosia* 379  
*Rhynia* 190, 426, 467, 480  
*Rhynchogonium* 266  
*Rhytidocaryon* 371  
*Rhytidolepis (Sigill.)* 213\*, 214\*ff., 220, 230, 429, 432, 447  
*Rhytidotheca* 382  
*Rhytisma* 32\*  
*Riedtorf* 419  
*Rieselspuren* 13\*  
*Rims of Sanio* 247, 343  
*ripple marks* 14  
*Rivulariaceae* 21  
*Robinia* 379  
 — *Regeli* 380\*  
*Rogensteinoölithe* 424  
*Rondeletia* 404  
*roof-nodules* 141  
*Rosa* 378  
*Rosaceae* 377, 378  
*Rosales* 374  
*Rossellinia* 31  
*Rosselinites* 31  
*Rotalgen* 26  
*Rotliegendkiesel* 177  
*Rourea* 378  
*Royena graeca* 400\*  
*Rubiaceae* 404  
*Rubiaceaecarpum* 404  
*Rubiacites* 404  
*Rubiales* 404  
*Ruffordia Goeperti* 55  
*Ruta* 381  
*Rutaceae* 381

## S

*Sabal* 354  
*Sabulia* 408  
*Saccopteris* 90

- Sagenopteris **123**, 436, 437,  
 440, 448  
 — Mantelli 124  
 — nilssoniana 123  
 — Philippisi 123  
 — rhoifolia 123\*  
 Sagittaria 352  
 Sagus 10  
 Salicaceae 358  
 Salicales 358  
 Salicophyllum 358  
 Salix 358  
 — caprea 358  
 — herbacea 410  
 — myrsinites 410, 411  
 — polaris 410  
 — reticulata 411  
 — varians 358\*  
 Salsola 369  
 Salvinia 122, 124, 125  
 — cordata 124  
 — Mildeana 124  
 — natans 124  
 — sp. 124\*  
 — Zeilleri 124  
 Salviniaceae **124**, 156, 234  
 Samaropsis 251, 264\*, 266  
 Sambucus 405  
 Saniosche Balken 247  
 — Streifen 247\*, 343  
 Santalaceae, Santalales 368  
 Santalum 368  
 Sapindaceae 368, 387  
 Sapindales 382  
 Sapindophyllum 387  
 Sapindopsis 387  
 Sapindus 387  
 — falcifolius 385\*, 387  
 Saportaea 306  
 Sapotaceae 375, 399  
 Sapotacites 344, 399  
 Spropelgesteine 29  
 Spropelite 18  
 Sarcopteris 65  
 Sarcotesta 262, 263, 264  
 Sassafras 371, 373, 374, 439  
 — progenitor 372\*  
 Saururopsis 33  
 Saxifraga 375  
 — oppositifolia 410  
 Saxifragaceae 374  
 Saxifragaceaeacarpum  
 bifolliculare 365\*  
 Schachtelhalmgewächse 160  
 Scheuchzeriето-Sphag-  
 netumtorf 418  
 Schierlingstanne 327  
 Schizaea 55  
 — trilateralis 54\*  
 Schizaeaceae 54, 55\*, 92,  
 431  
 Schizaeaceensporangien 55  
 Schizaeopsis 55  
 Schizopteris 55  
 Schizodendron 312  
 Schizolepidella gracilis 35  
 Schizolepis 333  
 Schizomycetes 30  
 Schizoneura **163**, 164, 457,  
 462  
 — gondwanensis 163\*, 164,  
 457  
 — paradoxa 164  
 Schizophyceae 19, 425  
 Schizopteris 118  
 Schlauchalgen 19, 20  
 Schleimpilze 30  
 Schützia **144**, 261  
 Schwimmblätter 155  
 Sciadopitys **318**, 319, 336,  
 451, 464  
 — tertiaria 318  
 — verticillata 319  
 Sciadopitytes 319, 451  
 Scitamineae 357  
 Scitaminophyton 357  
 Scleropteris 145  
 Scolecolithen 13  
 Scolecopteris 63, 92, 93  
 — polymorpha 63  
 Scolithus 11, 12  
 Scolopendrium 42  
 Scopolia 391  
 Scorpidium scorpioides 410  
 Scrophulariaceae 402  
 Scrophularina 402  
 Scytonemaceae 21  
 Securidaca 382  
 Selaginella 125, **191**, 233, 238  
 — inaequalifolia 186\*  
 Selaginellaceae 185, **191**,  
 195, 240  
 Selaginellinae 185, 241  
 Selaginellites 36, **191**, 240,  
 429  
 — Gutbieri 191  
 — primaevus 191  
 — Suissei 191\*  
 Semiterrestrische Bildung  
 418  
 Sendelia 404  
 Senftenbergia **54**, 92, 93,  
 431  
 — pennaeformis 55\*  
 Sequoia 315, **317**, 339, 341,  
 440, 441, 443, 464, 470  
 — Couttsiae 317, 318\*, 322  
 — gigantea 317, 318, 450  
 — Langsdorfi 317, 318\*  
 — Reichenbachi 341  
 — sempervirens 317, 450  
 — Sternbergi 315, 317  
 Sequoiites 299, 316  
 Serpula (Spirorbis) 11  
 Sewardia 277, 302  
 Sideroxylon 399, 408  
 Siegelbäume 211  
 Sigillaria 186, 195, 209,  
**211** ff., 227, 234, 239, 427,  
 434, 469  
 — alternans 217, 218\*  
 — biangula 215, 216\*  
 — Boblayi 215  
 — Brardi 212\*, 214\*, **215**,  
 217\*, 219, 230, 432, 458  
 — camptotaenia 215  
 — Defrancei 215  
 — discophora 209, 216  
 — elegans 211\*, 214\*, **215**,  
 219, 220\*  
 — elegantula 215  
 — elongata 214, 215, 221  
 — Hausmanniana 14  
 — mammillaris 212\*, 215,  
 222  
 — Menardi 219, 220\*, 221,  
 222  
 — scutellata 215, 221, 223  
 — spinulosa 220, 221  
 — tessellata 215  
 Sigillariaceae 186, 209,  
**211** ff., 240, 429  
 Sigillariopsis 222

- Sigillariostrobus 190, 219, **223**  
 — Tieghemi 223  
 Silphidium 405  
 Simarubaceae 382  
 Siphoneae **20**, 21, 26, 425  
 — verticillatae 21  
 Siphonema 20  
 Siphonostele 53  
 Sklerotesta 262, 264  
 Smilacina 357  
 Smilax L. 352, 356, 416  
 — aspera 357  
 — baltica 356\*, 357  
 — obtusifolia 356\*  
 Solanaceae 402  
 Solanites 402  
 — Brongniartii 401\*  
 Solenopora 27  
 Solenoporella 27  
 Sophora 379  
 Spaltalgen 19  
 Spaltpilze 30  
 Sparganiaceae 351  
 Sparganium cretaceum 351\*  
 Sparganum (-struktur) 133, **138**  
 Spathiflorae 355  
 Speirocarpus 60  
 Spencerites 206, 207, 210  
 Sphaeria 31, 33  
 Sphaerites 31  
 Sphaerocodium 20  
 — Bornemanni 20  
 — Zimmermanni 20  
 Sphaerostoma ovale 135  
 Sphagnales 36  
 Sphagnetumtorf 418  
 Sphagnum 34, 36  
 Sphenasterophyllites 182  
 Sphenoglossum quadri-  
 foliatum 123, 124  
 Sphenolepidium 334  
 — Kurrianum 334\*  
 Sphenophyllaceae (Sphenophyllales) 122, **148 ff.**, 158, 176, 183, 189, 431, 433  
 Sphenophyllostachys **155**, 158, 163  
 Sphenophyllum **149 ff.**, 154\*, 174, 181, 428, 429, 459  
 Sphenophyllum angustifolium 151  
 — charaeforme 151, 154  
 — cuneifolium 150\*, **151**, 153, 154\*, 180, 452  
 — cuneifolium-saxifragae-folium 150\*  
 — Dawsoni 153  
 — emarginatum 151, 153, 452  
 — fertile 153, 154\*, 183  
 — furcatum 181  
 — insigne 152  
 — Kidstoni 152  
 — longifolium 151, 152\*  
 — majus 151, 154\*, 156, 452  
 — myriophyllum **150\***, 153, 155  
 — oblongifolium 151, 432  
 — plurifoliatum 150, 152, 153  
 — Roemeri 153, 158  
 — Sachsei 179, 180  
 — saxifragaefolium 148, 151  
 — speciosum 151\*, 458  
 — tenerrimum 150\*, 154, 155  
 — tenuissimum 151  
 — Thoni 123, 151, 432, 459  
 — trichomatosum 150, 154  
 — verticillatum 151\*, 154, 155\*  
 Sphenopsida 156, 484  
 Sphenopteriden (sphenopteridisch) 70, 76\*, 81 ff., 95, 447  
 Sphenopteridium 71, 79, 429, 457  
 — dissectum 74\*, 79, 457  
 — furcillatum 79  
 — Keilhau 429  
 — rigidum 79  
 — Schimper 79  
 — Tschermaki 75\*  
 Sphenopteris **81 ff.**, 88, **92**, 429, 431, 433  
 — (Calymmotheca) affinis 453  
 — Baeumleri 86\*, 455  
 — bermudensiformis 87  
 Sphenopteris Brauni 55  
 — Cremeriana 91  
 — dicksonioides 83, 135  
 — distans 87  
 — divaricata 86  
 — Dubuissonis 132  
 — elegans auct. 76\*, 88, 134  
 — foliolata 83  
 — Frenzi 82  
 — gracilis 61  
 — Hoeninghausi 63, 74, 82, 126 ff., 132\*  
 — Larischi 86  
 — Matheroni 91  
 — Mladeki 87  
 — neuropteroides 83  
 — nummularia 76\*, 83  
 — obtusiloba 82\*, 83, 134  
 — Sauveuri 83  
 — Schatzlarensis 61  
 — Schlehani 86  
 — Stangeri 86, 131  
 — striata 82\*, 83, 134  
 — trifoliata auct. 83  
 Sphenozamites 277  
 — latifolius 302  
 — Rossii 276\*  
 Sphyropteris 61, 62  
 Spiraea 377  
 Spirangium 11  
 Spirophyton 13, 14  
 — Eifeliense 13\*, 14  
 Spondiaecarpon 384  
 — turbinatum 383\*  
 Sporangiphoren **149**, 153, 158  
 Sporites 206, 223  
 Sporocarpon 11  
 Sporogonites exuberans 426, 480  
 Staarsteine 105, 108  
 Stachannularia 177  
 Stachyopitys 301\*, 302  
 Stachys 402  
 Stachyotaxus 309, 538  
 Stachypteris 67  
 stambürtige Blüten (Stammbütigkeit) 219, 471  
 Stangeria 125, 129, 267  
 — paradoxa 125, 268\*

Staphylea 385  
 Staphyleaceae 385  
 Stauropteris 114  
 — oldhamia 120  
 Steinkerne 7, 8  
 Steloxylon 141  
 Stenopteris 145  
 — elongata 145, 462  
 Stenorhachis 270, 300, 302,  
 303  
 Stenzelia 136  
 Stephanopyxis 18  
 Stephanospermum 141, 265  
 Stephanostemum 374  
 Steppenflora 410, 411, 413  
 Sterculia 391  
 — Labrusca 388\*, 391  
 — tenuinervis 390\*  
 Sterculiaceae 377, 391  
 Sterkome 18  
 Sternbergia 246  
 Sternringe (bei Medullosa)  
 137, 138\*, 139\*  
 Stewartia 391  
 Stigmaria 185, 189, 218,  
 226\*, 227\*, 228 ff., 239,  
 240, 429, 469  
 — Eveni 230  
 — ficoides 228, 230, 231,  
 232\*, 452  
 — flexuosa 232  
 — stellata 228, 230\*  
 — „undulata“ 228  
 Stigmarien-Boden 229\*  
 Stigmariopsis 186, 212\*,  
 226, 227, 230, 232  
 Stipitopteris 111  
 Stolleyella 23  
 Stratiotes 352, 383  
 — aloides 352, 415  
 Stromatolithe 242  
 strukturbietende Pflanzen-  
 reste 5  
 Struthiopteris germanica  
 104  
 Strychnos 401  
 Sturiella 65  
 — intermedia 65\*  
 Stylocalamites 171, 172  
 Styracaceae 400  
 Styraax 400

Styraax stylosa 400\*  
 subatlantische Periode 418  
 subarktische Periode 418  
 subboreale Periode 418  
 Subfossilien 3  
 subglaciale Periode 418  
 Subsiggillaria 209, 212, 213\*,  
 214\*, 215, 217, 220, 429,  
 432  
 Succinit 331  
 Surirella striatula 19\*  
 Sutcliffia 141, 198  
 Swartzia 379  
 Swedenborgia 322  
 Sycidium 22\*, 23  
 Sympetalen 398 ff., 440 ff.  
 Symplocaceae 400  
 Symplocos 400  
 — Bureauana 400\*  
 — gregaria 400  
 Syringodendron 195, 216,  
 217\*, 218\*, 240

## T

Tabernaemontana 401  
 Taeniopterides 101  
 Taeniopteris 59, 101, 124,  
 138, 274, 279, 290, 294, 295  
 — Eckardti 102\*  
 — jejunata 72\*, 102  
 — multinervis 102, 455  
 — tenuinervis 102  
 — vittata 101, 102, 274, 291  
 Taiwania 451  
 Talauma 370  
 Tamarindus 379  
 Tannengewächse 325  
 Taonurus 13  
 Taxaceae 145, 244, 308, 340  
 Taxites 336  
 Taxodieae 245, 315 ff., 334,  
 341, 436, 440, 450, 464  
 Taxodioxylen 339, 341  
 Taxodites 299, 316  
 Taxodium 316, 320, 415, 441,  
 444, 469  
 — distichum 316, 447, 450  
 — — fossile 317  
 — — miocenium 316\*,  
 448  
 — — oligocenium 317

Taxodium distichum plio-  
 cenium 317  
 — -Knie 218  
 — -Moore 36  
 Taxoideae 309  
 Taxoxylon 340  
 — scalariforme 309  
 Taxus 308, 309, 340, 413  
 — baccata 309, 340, 415  
 — höttingensis 415  
 Tecoma 403  
 Telangium Scotti 133  
 telmatische Bildung 418  
 Templetonia 379  
 Tempeskya 111  
 Tephrosia 379  
 Terminalia 394  
 — Fenzliana 394\*  
 — pannonica 394  
 Ternströmia 391  
 terrestrische Bildung 418  
 Tertiärrelikte 442  
 „tesselata“-Skulptur 213  
 Tetebecken 458  
 Tetrameridium 64  
 Tetraplopora 23  
 Tetrapteris 382  
 Teufelskorkzieher 12  
 Thamnopteris 52, 54, 122  
 — Schlechtendali 53\*  
 Thaumatopteris 43, 47, 113,  
 436  
 — Münsteri 47  
 Theaceae 391  
 Thesanthium 368  
 Thevetia 401  
 Thinnfeldia 144, 146, 309,  
 341, 462, 477  
 — odontopteroides 144  
 — rhomboidalis 145\*  
 Thuja 323, 442  
 — orientalis 323\*  
 — occ. thuringiaca 323, 465  
 Thuites 323, 325  
 Thymelaeaceae 392  
 Thyrsopora 23  
 Thyrsopterideen 40  
 Thyrsopteris 40, 449  
 — elegans 40, 449  
 — schistorum 40  
 Tierfährten 13

- Tietea singularis* 111  
 Tieteaceae 111  
*Tilia* 390  
   — *parvifolia* 412  
   — *platyphyllos* 412, 415  
   — *vindobonensis* 389\*  
 Tiliaceae 377, 390  
*Timmia norvegica* 410  
*Titanophyllum* 256  
*Tmesipteris* 156, 185, **189**  
   — *tannensis* 184\*  
*Todea* **50** ff., 448, 450  
   — *Lipoldi* 51  
*Todeopsis* 51, 65  
*Todites* **50**, 51, 60, 436, 444, 448, 450  
   — *Roesserti* 50  
   — *Williamsoni* 50\*  
*Tonmudde* 418  
*Torellia* 257, **304**  
*Torfdolomite* 6 usw.  
*Torfmoose* 36  
*Torfmulde* 418  
*Torreya* 308, **309**, 310, 464  
*Tortula ruralis* 410  
*Trabeculae* 233  
*Trametes Pini* 32  
*Transfusionsgewebe* 232, 233  
*Trapa* 395  
   — *Assmanniana* 394\*  
   — *borealis* 394\*, 395  
   — *ceretana* 394\*, 395  
   — *Credneri* 394\*, 395  
   — *Heeri* 394\*, 395  
   — *microphylla* 394\*  
   — *natans* 395, 415, 420  
   — *Pomelii* 394\*, 395  
   — *silesiaca* 394\*, 395  
   — *Yokoyamae* 394\*, 395  
*Traquairia* 11, 124  
*Trianthera* 374  
*Trichomanes* 119  
   — *crispum* 38\*  
*Trichomnarben* 89  
*Trichopitys* 261, 301  
*Trichosporites Conwentzi* 32\*  
*Trigonella* 379  
*Trigonocarpeae* 265  
*Trigonocarpus* 140, 262, **264**\*  
   — *Noeggerathi* 264  
*Trigonocarpus Parkinsonii* 140, 264  
*Triletes* 206, 223  
*Trilobium* 383  
*Tripel* 18  
*Triphyllopteris* 78  
   — *Collombiana* 79, 80  
   — *rhomboidea* 78, 79  
*Triploporella* 23  
*Triploporellidae* 23  
*Tristanites* 395  
*Trizygia* 151\*, 155  
*Trochiliscus* 22\*, 24  
*Trochodendraceae* 371  
*Trochodendron* 407  
*Tsuga* 326, 327, 333  
   — *europaea* 327  
*Tubicaulis* 122  
   — *primarius* 118  
   — *solenites* 121\*, 122  
   — *Sutcliffei* 122  
*Tubiflorae* 402  
*Tundrenflora* 410, 414  
*Tutenmergel* 13  
*Tylodendron* 312, **314**\*, 320  
   — *Cowardi* 312  
 types proangiospermiques 292  
*Typha* 351  
 Typhaceae 351
- U**
- Ullmannia* **334**, 335, 432, 433  
   — *Bronni* 321, 335\*  
   — *frumentaria* 335  
*Ulmaceae* 365  
*Ulmoxylon* 408  
*Ulmus* 365, 381, 419  
   — *Braunii* 366\*  
   — *Bronnii* 366\*  
   — *carpinoides* 366\*  
*Ulme* 365, 419  
*Ulodendraceae* 185, 204, 207  
*Ulodendron* 142, **207**, 241, 429  
   — *minus* 208  
*Umbelliferae* 396  
*Umbelliflorae* 395  
*Urnatopteris* 62  
   — *tenella* 62\*  
*Urophlyctites Oliverianus* 33
- Urticaceae* 367, 371, 377  
*Urticales* 365  
*Utricularia* 403
- V**
- Vaccinium* 398  
   — *priscum* 415  
*Valisneria* 352  
*Varistisches Gebirge* 83, 456, 467  
*Verbenaceae* 402  
*Verkieselung* 6  
*Verkohlung* 3  
*Vermiporella* 23  
*Veronicites* 402  
*Versteinerungen* 5  
*Vertebraria* 103, 104, 113  
   — *indica* 103\*  
*Verticillatae* 358  
*Vesquia* 310  
*Vexillum* 13  
*Viburnum* 402, 405, 440  
   — *tilioides* 404\*  
   — *Tinus* 405  
*Vinea* 401  
*Violaceae* 391  
*Viscum* 368  
*Visnea Mocanera* 391  
*Vitaceae* 377, 389  
*Vitex* 402  
*Vitiphyllum* 389  
   — *multifidum* 393\*  
*Vitis* 389, 408, 416  
   — *teutonica* 389\*  
   — *vinifera* 389, 415  
*Vitoxylon* 408  
*Vochysia* 382  
*Vochysiaceae* 382  
*Voelkelia* 142  
*Volkmannia* 177  
   — *pseudosessilis* 173, 180  
*Voltzia* 318, **320**, 321, 433, 458  
   — *coburgensis* 320, 322\*, 434  
   — *heterophylla* 320, 321  
   — *keuperiana* 320  
   — *Liebeana* 320, 321\*  
*Voltziaceae* 333, 340  
*Voltziopsis* 322  
*Volvocaceae* 19

Volvox 29  
Vortex 10

## W

Walchia 190, 261, 307, 311,  
312, 313\*, 340, 432, 443,  
455, 474, 480  
— flaccida 312  
— filiciformis 312, 313\*  
— linearifolia 313\*  
— piniformis 312, 313\*  
Wasserblätter 155  
Wasserblüte 28  
Wasserfarne 122, 125  
Wechselzonen 223  
Weichselia 8, 44, 437  
Weiden 358  
Wellenfurchen 14  
Weltrichia 275, 292  
Weinmannia 375  
Westersheimia 278, 289, 291  
Wetzikonstäbe 10  
Weymouthskiefer, rumeli-  
sche 442  
Whittleseya 258, 306  
— elegans 258  
— fertilis 258  
Widdringtonia 324  
Widdringtonites 324  
Wielandiella 279, 284, 289  
— angustifolia 273, 288\*  
Williamsonia 274, 279, 285\*,  
437  
— gigas 275, 284 ff.  
— Leckenbyi 287

Williamsonia Lignieri 291  
— mexicana 287  
— pecten 285\*, 287  
— pyramidalis 284, 287  
— scotica 284, 287  
— spectabilis 286  
— Wettsteini 287, 289, 435  
— whitbyensis 285\*, 286,  
287  
Williamsoniella 279, 289  
— coronata 290\*  
Withamia 277, 302  
Woodwardia radicans 41  
Woodworthia 330

## X

Xanthoxylon 381  
Xenoxylon 341  
Ximenia gracilis 368  
Xylopiä 371

## Y

Yezonia 342  
Yezostrobus 342  
Yoldiazeit 418  
Yucca 407  
Yuccites 256, 257  
— Cartieri 356  
— vogesiacus 256, 257

## Z

Zalesskya 52, 53, 54  
Zamia 267, 270, 276  
— integrifolia 269\*  
Zamieae 270

Zamites 257, 274, 278, 279,  
436, 477  
— Buchianus 284  
— Feneonis 274\*, 275  
— gigas 274, 275  
— grandis 257  
Zapfenträger 244, 307  
Zechsteinflora 444  
Zeder 328  
Zeilleria 65\*, 66  
— avoldensis 66  
— delicatula 65\*, 92  
— Frenzli 65\*, 82  
Zelkova 365, 464  
— Ungeri 366\*  
Zingiber 357  
Zingiberaceae 357  
Zingiberites 357  
Zizyphus 388  
— pistacinus 388\*  
— tiliaeformis 393\*  
Zonotrichites 21  
Zostera 351  
Zwergbirke 410, 411  
Zwergbirkenperiode 417  
Zygophyllaceae 381  
Zygophyllum 381  
Zygopterideae 90, 108,  
113 ff., 142, 241, 429, 431  
Zygopteris 90, 114, 118  
— pinnata 119\*  
— primaria 119  
— Williamsoni 115\*  
Zwischenfiedern 72 etc.

### Nachträglich bemerkte Druckfehler

- S. 76. Unterschrift von Fig. 70 lies: *a Sphenopt. nummularia* GUTBIER statt ANDRAE.
- S. 87. Unterschrift von Fig. 79 lies: *Erem. artemis*. STERNBERG sp. statt BRONGN. sp.
- S. 144. Abs. 2, lies: *Alcicornopteris* statt *Alicorn*.
- S. 220. Unterschrift von Fig. 190, lies: *Sig. Menardi* BRONGN. (Subsigillariengr. etc.) statt favularische Gr.
- S. 225. In der Unterschrift der Figur fehlen um STERNB. die Klammern.
- S. 280. Abs. 2 lies: *Cycadeoïdea Jenneyana* statt *Cycas Jenn*.
- S. 309. Zu *Stachyotaxus* ist, worauf mich Prof. NATHORST aufmerksam machte, zu bemerken, daß das Laub doch bekannt ist; es ist heterophyll, z. T. zweizeilig benadelte Zweige, z. T. solche mit kurzen, mehr schuppigen, spiralig stehenden Blättern.
- S. 337. Letzte Zeile lies: S. 246, statt 216.
- S. 441. Vorletzte Zeile lies: *Glyptostrobos* statt *Glyphostrobos*.
-



**Die Wirbeltiere.** Eine Übersicht über die fossilen und lebenden Formen von **Dr. O. Jaekel**, Professor an der Universität Greifswald. Mit 281 Textabbildungen. In Leinen gebunden 40 Mk.

**Leitfossilien.** Ein Hilfsbuch bei der geologischen Arbeit in der Sammlung und im Felde von **Professor Dr. Georg Gürich**.

Erste Lieferung: **Kambrium und Silur.** Text: Bogen 1 bis 6 und Tafel 1 bis 28. Geheftet 45 Mk.

Zweite Lieferung: **Devon.** Bogen 7 bis 12 und Tafel 29 bis 52. Geheftet 45 Mk.

**Die Typen der Bodenbildung, ihre Klassifikation und geographische Verbreitung.** Handbuch der Bodenkunde von **Professor Dr. F. Glinka**, Direktor des landwirtschaftlichen Institutes zu Woronesch. Herausgegeben mit Unterstützung von **Professor Dr. H. Stremme**. Mit zahlreichen Textabbildungen.

Gebunden 55 Mk.

**Geologie der Steinkohlenlager** von **Professor Dr. H. Dannenberg**. Erster Band. Mit 6 Tafeln und 189 Textabbildungen.

Gebunden 126 Mk.

**Gesammelte Abhandlungen zur Kenntnis der Kohle.** Herausgegeben von Geh. Regierungsrat **Professor Dr. Franz Fischer**, Direktor des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Kohlenforschung in Mülheim-Ruhr.

Band I: 1915—16	In Ganzleinen gebunden	80 Mk.
Band II: 1917	„ „ „	80 „
Band III: 1918	„ „ „	80 „
Band IV: 1919	„ „ „	85 „

## **Die Entstehung der Steinkohle und der Kaustobiolithe überhaupt**

wie des Torfs, der Braunkohle, des Petroleums usw. vom Geh. Bergrat **Professor Dr. H. Potonié**, nach dem Tode des Verfassers durchgesehen von **Professor Dr. W. Gothan**, Kustos a. d. Preuß. Geol. Landesanstalt und Dozent an der Technischen Hochschule Charlottenburg. Sechste, sehr stark erweiterte Auflage mit zahlreichen Abbildungen.

*Unter der Presse.*

## **Palaeobotanisches Praktikum**

von Geh. Bergrat **Professor Dr. H. Potonié** und **Professor Dr. W. Gothan**. Mit je einem Beitrag von Dr. J. Stoller und A. Franke. Mit 14 Textabbildungen.

Gebunden 15 Mk.

## **Palaeozoologisches Praktikum**

von **Professor Dr. Ernst Stromer** von Reichenbach. Mit 6 Textabb. Leicht kart. 10 Mk.

## **Handbuch der Palaeogeographie**

von **Professor Dr. Theodor Arldt**. Erster Band. Mit 76 Textabbildungen.

Geheftet Vorzugspreis 100 Mk.

Zweiter Band, 1. Teil. Geheftet Vorzugspreis 12 Mk. 50 Pfg.

## **Allgemeine Palaeontologie.**

Geologische Fragen in biologischer Betrachtung von Geh. Regierungsrat **Professor Dr. Johannes Walther**, Direktor des Geologischen Institutes der Universität Halle (Saale). I. u. II. Teil.

Geheftet 33 Mk.

III. (Schluß-)Teil: Unter der Presse.

## **Palaeontologische Zeitschrift.**

Organ der Palaeontologischen Gesellschaft. Herausgegeben von **Professor Dr. O. Jaekel**. Erscheint in zwanglosen Heften, die zu Bänden von etwa 24 Bogen vereinigt werden. Mit vielen Textabb. und Tafeln.

Band I und II liegen abgeschlossen vor. Band III befindet sich im Erscheinen. Preis des Bandes geheftet 75 Mk.







University of  
Connecticut  
Libraries

---

